Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres, dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent

DFO - Library / MPO - Bibliothèque
14038438

Jean Munro, Daniel Gauthier et Jacques A. Gagné

Direction régionale des Sciences
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C. P. 1000, 850 Route de la mer
Mont-Joli (Québec)
Canada G5H 3Z4

1998

Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques 2239

SH
223
F56
No2239F
Ex.2

Pêches et Océans
Fisheries and Oceans
Canada

2888-05383

Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques

Les rapports techniques contiennent des renseignements scientifiques et techniques qui constituent une contribution aux connaissances actuelles, mais qui ne sont pas normalement appropriés pour la publication dans un journal scientifique. Les rapports techniques sont destinés essentiellement à un public international et ils sont distribués à cet échelon. Il n'y a aucune restriction quant au sujet; de fait, la série reflète la vaste gamme des intérêts et des politiques du ministère des Pêches et des Océans, c'est-à-dire les sciences halieutiques et aquatiques.

Les rapports techniques peuvent être cités comme des publications complètes. Le titre exact paraît au-dessus du résumé de chaque rapport. Les rapports techniques sont résumés dans la revue *Résumés des sciences aquatiques et halieutiques*, et ils sont classés dans l'index annual des publications scientifiques et techniques du Ministère.

Les numéros 1 à 456 de cette série ont été publiés à titre de rapports techniques de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 457 à 714 sont parus à titre de rapports techniques de la Direction générale de la recherche et du développement, Service des pêches et de la mer, ministère de l'Environnement. Les numéros 715 à 924 ont été publiés à titre de rapports techniques du Service des pêches et de la mer, ministère des Pêches et de l'Environnement. Le nom actuel de la série a été établi lors de la parution du numéro 925.

Les rapports techniques sont produits à l'échelon régional, mais numérotés à l'échelon national. Les demandes de rapports seront satisfaites par l'établissement auteur dont le nom figure sur la couverture et la page du titre. Les rapports épuisés seront fournis contre rétribution par des agents commerciaux.

Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences

Technical reports contain scientific and technical information that contributes to existing knowledge but which is not normally appropriate for primary literature. Technical reports are directed primarily toward a worldwide audience and have an international distribution. No restriction is placed on subject matter and the series reflects the broad interests and policies of the Department of Fisheries and Oceans, namely, fisheries and aquatic sciences.

Technical reports may be cited as full publications. The correct citation appears above the abstract of each report. Each report is abstracted in *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts* and indexed in the Department's annual index to scientific and technical publications.

Numbers 1–456 in this series were issued as Technical Reports of the Fisheries Research Board of Canada. Numbers 457–714 were issued as Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, Research and Development Directorate Technical Reports. Numbers 715–924 were issued as Department of Fisheries and the Environment, Fisheries and Marine Service Technical Reports. The current series name was changed with report number 925.

Technical reports are produced regionally but are numbered nationally. Requests for individual reports will be filled by the issuing establishment listed on the front cover and title page. Out-of-stock reports will be supplied for a fee by commercial agents.

28772

Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques 2239

1998

INSTITUT MAURICE-LAMONTAGNE
BIBLIOTHÈQUE
MAR 8 1999
MONT-JOLI
PÊCHES ET OCÉANS CANADA

Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres, dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent.

J. Munro, D. Gauthier et J. A. Gagné

Direction régionale des sciences,
Ministère des pêches et des océans
Institut Maurice-Lamontagne
850 route de la mer
C. P. 1000, Mont-Joli,
Québec G5H 3Z4

© Ministre des travaux publics et services gouvernementaux du Canada 1998
No de cat. Fs 97-6/2239F ISSN 0706-6570

On devra citer la publication comme suit :

Munro, J., D. Gauthier et J. A. Gagné 1998. Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2239 : vi + 34 p.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX iv

LISTE DES FIGURES v

RÉSUMÉ vi

ABSTRACT vi

INTRODUCTION 1

MATÉRIEL ET MÉTHODES 5

Stratégie de recherche 5

Positionnement 6

Distribution des œufs 6

Échantillonnage des œufs et des algues 6

Nature du substrat et végétation 8

Océanographie physique 8

Traitement statistique 9

RÉSULTATS 10

Description de la frayère 10

Distribution des œufs 10

Substrat 10

Couverture végétale 10

Caractéristiques océanographiques 13

Développement et mortalité des œufs 14

Développement des œufs et date de fraye 14

Facteurs de développement des œufs 14

Mortalité des œufs 16

Nombre d'œufs et biomasse de géniteurs 17

Abondance totale des œufs 17

Biomasse de géniteurs 18

DISCUSSION 19

Caractéristiques de la frayère 19

Profondeur, forme et superficie 19

Distribution des œufs , substrat, végétation 19

Océanographie 20

Développement et mortalité des œufs 23
Développement des œufs, date d'éclosion et date de fraye 23
Mortalité des œufs 24

Estimation du nombre d'œufs et biomasse des géniteurs 25
Précision des mesures de densité 25
Précision des mesures de superficie et d'épaisseur 25
Composante verticale du support des œufs 26
Biomasse des géniteurs 26

Importance du site pour la population de hareng de l'estuaire 28
Irrégularité du site de l'île aux Lièvres comme lieu de fraye 28
Autres sites potentiels de fraye 28

REMERCIEMENTS 29

RÉFÉRENCES 31

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Types d'agrégations d'œufs et autres éléments récoltés lors de l'échantillonnage au râteau. 7

Tableau 2. Liste des algues et plantes vasculaires recueillies avec le râteau à l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Note : des hydrozoaires non identifiés à l'espèce ont aussi été récoltés. 12

Tableau 3. Fréquence d'apparition des espèces d'algues en association avec des œufs, prélevées avec le râteau à l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. 13

Tableau 4. Comparaisons multiples du stade moyen de développement embryonnaire entre les types d'agrégation (cf. Taleau 1) d'œufs. 16

Tableau 5. Calcul du nombre d'œufs et de la biomasse des géniteurs (mâles et femelles) associés directement au site de fraye de l'île aux Lièvres en 1987. 18

Tableau 6. Caractéristiques physiques, type de végétation et taux de mortalité des œufs associés à des frayères de printemps et d'automne, localisées dans différentes mers de l'hémisphère nord. 21

Tableau 7. Caractéristiques relatives à la taille de frayères de hareng de printemps et d'automne, dans différentes mers de l'hémisphère nord. 22

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Carte représentant les principales localités mentionnées dans cette étude. 4

Figure 2. Distribution des œufs de hareng sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m. 11

Figure 3. Couverture végétale et nature du substrat sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m. 11

Figure 4. Fréquence relative des stades de développement des échantillons de 30 œufs de hareng à l'île aux Lièvres en juin 1987, pour chacune des quatre périodes d'échantillonnage (I à IV). 15

Figure 5. Valeur moyenne et écart-type de la proportion d'œufs morts (échantillons de 30 œufs) dans les divers types d'agrégation (cf. Tableau 1) au cours des quatre périodes d'échantillonnage 17

Figure 6. Évolution temporelle des débarquements de hareng sur la rive sud, entre Rivière-à-Claude et Notre-Dame-du-Portage, de 1917 à 1984. Statistiques des débarquements du Ministère des pêches et des océans. 27

RÉSUMÉ

Munro, J., D. Gauthier et J. A. Gagné 1998. Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2239: vi + 34 p.

Des opérations d'exploration par vidéo sous-marine, par échantillonnage à la benne et au grappin ainsi que par plongée, effectuées du 31 mai au 23 juin 1987, ont permis de localiser une frayère de hareng située du côté nord-ouest de la pointe amont de l'île aux Lièvres, dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. La frayère avait une longueur d'environ 1600 m et une largeur variant entre 50 et 250 m, couvrant une superficie d'environ 285 900 m² entre les isobathes de 0 et 5 m. Le site de fraye était caractérisé par un substrat de cailloux et de galets, par la présence d'algues macrophytes (*Odonthalia dentata, Phycodrys rubens*) et par un courant de marée pouvant dépasser 1,5 $m \cdot s^{-1}$. L'examen de l'évolution du développement des oeufs indique que la date d'éclosion se situerait entre le 9 et le 12 juin; au taux de développement fixé par la température locale de l'eau, le rétrocalcul de la date de fraye donne comme résultat la période du 21 au 24 mai. Le pourcentage des œufs morts était faible avant et pendant l'éclosion (13 %) et a augmenté considérablement après l'éclosion (53 %). Le nombre d'œufs déposés sur le site fut estimé à $1{,}65 \cdot 10^{12}$, correspondant à une abondance de quelque 94,8 millions de géniteurs ou une biomasse de 14 321 t.

ABSTRACT

Munro, J., D. Gauthier et J. A. Gagné 1998. Description d'une frayère de hareng (*Clupea harengus* L.) à l'île aux Lièvres dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2239: vi + 34 p.

Several sampling operations with a grab, by diving and by underwater video, from May 31 to June 23, 1987, allowed us to localize a herring spawning ground on the north-west side of the upstream tip of l'île aux Lièvres in the St. Lawrence estuary. The spawning ground had a length of approximately 1600 m and a width varying between 50 and 250 m, covering an area of about 285,900 m² between the 0 and 5 m depth contours. The substrate consisted mainly of gravel and pebbles; macrophytic algae (*Odonthalia dentata, Phycodrys rubens*) were abundant and the tidal current velocity exceeded at times 1.5 $m \cdot s^{-1}$. Examination of the development stage of the eggs and of oceanographic data indicated that the spawning in 1987 may have taken place between the 21st and 24th of May and that hatching peaked between the 9th and 12th of June. Mean proportion of dead eggs was low before and throughout hatching (13%) and increased considerably after hatching (53 %). Total number of eggs was estimated at $1.65 \cdot 10^{12}$, corresponding to approximately 94.8 million spawners or a biomass of 14,321 t.

INTRODUCTION

Le hareng atlantique (*Clupea harengus* L.) est une des principales espèces de poissons pélagiques exploitées dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent. Il sert d'appât pour la pêche au crabe et au homard, ou est vendu aux usines de transformation qui le commercialisent sous forme fraîche, congelée, salée ou fumée; les œufs sont aussi commercialisés. Dans l'estuaire, la majorité des prises sont effectuées dans des pêches à fascines installées sur la rive sud de l'île Verte (Figure 1). Malgré les faibles débarquements actuels dans l'estuaire (moins de 250 t), cette pêcherie traditionnelle demeure importante en termes culturel et touristique.

La population de hareng joue un rôle biologique essentiel dans l'écosystème de l'estuaire du Saint-Laurent. Dans cette région, la majeure partie de la biomasse de poissons consommée par les prédateurs supérieurs est constituée de capelan, de hareng et d'éperlan. Des fous de Bassan (*Morus bassanus*), goélands argentés (*Larus argentatus*) et goélands marins (*Larus marinus*) ont été observés en grand nombre à Saint-Fabien-sur-mer ainsi qu'à Rivière-du-Loup, capturant des harengs adultes en migration printanière (cette étude). De même, le béluga (*Delphinapterus leucas*) a été détecté par hydroacoustique à travers des groupes de hareng le long de l'île aux Lièvres (cette étude). Il est probable que d'autres prédateurs tels le phoque commun (*Phoca vitulina*) et le flétan de l'Atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*) s'en nourrissent aussi. Les œufs démersaux du hareng, adhérents au substrat, sont broutés de façon intensive par l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) (Cantin *et al.* 1974), par le goéland argenté et par la plie canadienne (*Hippoglossoides platessoides*) (cette étude). Compte tenu de son rôle clé dans la chaîne alimentaire de ces espèces, le hareng constitue une base importante pour l'économie touristique du Bas-Saint-Laurent dont le volet écologique axé sur les oiseaux et sur les mammifères marins se développe rapidement.

Par son comportement fortement grégaire et migratoire, l'espèce est particulièrement vulnérable à la surpêche. En effet, les bancs de hareng parcourent des distances considérables entre les aires de fraye, d'alimentation et d'hivernage, se déplaçant souvent le long du rivage, à de faibles profondeurs. C'est ainsi qu'on le capture le long du littoral à l'aide de fascines, sennes et filets maillants. De plus, les frayères, généralement bien délimitées et situées à faible profondeur dans le cas des cohortes printanières, sont vulnérables aux impacts physiques tels la sédimentation causée par l'aménagement d'infrastructures riveraines et le dépôt en mer de déblais de dragage d'entretien des havres. Une pêche au moyen de fascines ou filets installés à proximité ou directement sur les sites de fraye représenterait également une menace importante à la conservation des stocks. Finalement, les frayères et les bancs de hareng sont peut-être plus exposés dans l'estuaire du Saint-Laurent que dans le golfe, parce que la population riveraine et l'activité humaine y sont relativement plus importantes.

Quatre populations de hareng frayent le long de la côte gaspésienne et dans l'estuaire du Saint-Laurent. Deux d'entre elles se retrouvent autour de la péninsule gaspésienne et dans la baie des Chaleurs, l'une frayant au printemps et l'autre, à l'automne (Messieh *et al.* 1979). Une troisième remonte l'estuaire maritime et fraye au printemps dans la région de l'île Verte. Cette migration s'effectue en deux mouvées, une en mai et l'autre en juin, comme le démontrent les éclosions

larvaires de la mi-juin et de la mi-juillet (Auger et Powles 1980, Bio-Conseil 1982a, Henri *et al.* 1985), ainsi que les mois apportant les plus forts débarquements pour les années 1970 à 1978 (Greendale et Powles 1980). Les débarquements des années récentes, concentrés en avril et mai (Bérubé et Lambert 1997), indiquent en plus une mouvée en avril mais à laquelle ne correspond pas de concentration larvaire subséquente (Fortier et Gagné 1990). En outre, des débarquements plus faibles mais non négligeables au mois d'août (Greendale et Powles 1980) ainsi qu'une période d'éclosion importante en septembre (Fortier et Gagné 1990) indiquent l'existence d'une deuxième population dans l'estuaire, d'automne dans ce cas. Bien que Rivière *et al.* (1985) ne soient pas parvenus à la caractériser génétiquement, la population de printemps de l'île Verte se distingue de celles de la péninsule gaspésienne par ses caractéristiques morphologiques et méristiques, par la forme de ses otolithes et par son patron de croissance (Côté *et al.* 1980). En particulier, les harengs pêchés dans les fascines à l'île Verte sont de plus petite taille que ceux capturés dans le golfe du Saint-Laurent (Lambert 1990, McQuinn 1996).

La population de hareng de printemps de l'île Verte passe la période d'alimentation estivale dans le panache du courant de Gaspé, dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent, où elle se mélange aux autres populations de la péninsule gaspésienne (Messieh *et al.* 1979, Côté *et al.* 1980). Considérant la date des premières captures dans l'estuaire, cette population passerait aussi l'automne et une partie de l'hiver du côté sud de la Gaspésie. En effet, en période printanière, on note une progression des captures dans les pêches à fascines le long de l'estuaire : les premières captures à Sainte-Flavie ont lieu en mars tandis qu'elles se produisent en avril à Saint-Fabien. Dans la région de l'île Verte, le gros des captures dans les pêches à fascines est effectué en mai (Greendale et Powles 1980, Bérubé et Lambert 1997).

Au début du mois de mai, le hareng se concentre en un banc important en aval de l'île Verte; cette agrégation se disperse subitement vers la mi-mai, indiquant une remontée en amont vers la ou les frayères principales (Bio-Conseil 1982b). La fraye a lieu dans les deux semaines qui suivent la dispersion du banc. La première émergence de larves a lieu dans la deuxième semaine de juin (Bio-Conseil 1982, Henri *et al.* 1985, Fortier et Gagné 1990), tandis que pour la fraye de la deuxième cohorte, l'émergence a lieu dans la deuxième semaine de juillet (Bio-Conseil 1982a, Henri *et al.* 1985).

Face à Rivière-du-Loup (Figure 1), le secteur sud de l'estuaire, délimité par l'île aux Lièvres et l'île Blanche d'une part, et par la rive sud entre les îles Pèlerins et Cacouna d'autre part, constitue la zone principale d'émergence et de développement des larves de la population de hareng de l'île Verte (Bio-Conseil 1982, Fortier et Gagné 1990). Après la résorption du sac vitellin, une partie des postlarves sont diffusées jusqu'à 20 km en amont et 70 km en aval. L'exportation des larves hors du secteur de Rivière-du-Loup semble cesser à partir de la mi-juillet et leur association spatiale avec ce secteur demeure statistiquement significative jusqu'au mois d'août (Fortier et Gagné 1990). De septembre à décembre, les larves de plus grande taille ont été retrouvées en plus grande concentration la région de l'île aux Coudres (Fortier et Gagné 1990). La présence de juvéniles d'un an et plus (Fortier et Gagné 1990), de même que la capture de « sardines » à l'île Verte, suggèrent qu'une partie au moins des deux populations passe toute leur vie juvénile dans l'estuaire.

Pour assurer la préservation des stocks de hareng dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent, la localisation des principaux sites de fraye, des voies de migration et des zones de développement larvaire constitue une étape importante. Ces objectifs ont fait l'objet d'un programme continu de développement des connaissances sur le hareng de l'estuaire mené par le Ministère des pêches et des océans à l'Institut Maurice-Lamontagne. Les différents travaux portant sur les zones de concentration larvaire seront résumés dans la discussion. L'équipe ayant réalisé la présente étude a aussi effectué un travail sur les concentrations de bancs et les déplacements de harengs individuels équipés d'émetteurs : ce travail fera l'objet d'une publication séparée. En résumé, le suivi des déplacements individuels a révélé une utilisation active, par les poissons en migration, des courants de marée dans la zone de l'infralittoral supérieur, soit le long de la rive sud, soit le long de l'île aux Lièvres. Dans la recherche des sites de fraye, les travaux de Bio-Conseil (1982a) ont apporté une contribution importante en éliminant plusieurs secteurs entre Trois-Pistoles et les îles Pèlerins considérés auparavant comme sites potentiels de fraye.

L'objectif de la présente étude consistait à localiser et à caractériser le ou les sites de fraye du hareng de l'île Verte. Une seule frayère a été localisée à ce jour, située à la pointe ouest de l'île aux Lièvres, et sa description fera l'objet du présent rapport. La superficie et l'épaisseur du tapis d'œufs, leur développement et leur mortalité ont été examinés afin d'estimer l'abondance des œufs et la date de la fraye. La nature du substrat, la couverture par les algues macrophytes et les conditions océanographiques aux environs de la frayère ont été caractérisées. La biomasse des géniteurs ayant frayé sur le site a été estimée en utilisant les données d'abondance des œufs et la valeur moyenne de fécondité des femelles. L'ensemble de ces résultats seront discutés et l'importance de cette frayère pour la population de hareng de l'estuaire sera évaluée. Finalement, nous proposerons deux hypothèses générales, la première portant sur le moment de la fraye et la deuxième, sur la localisation des frayères.

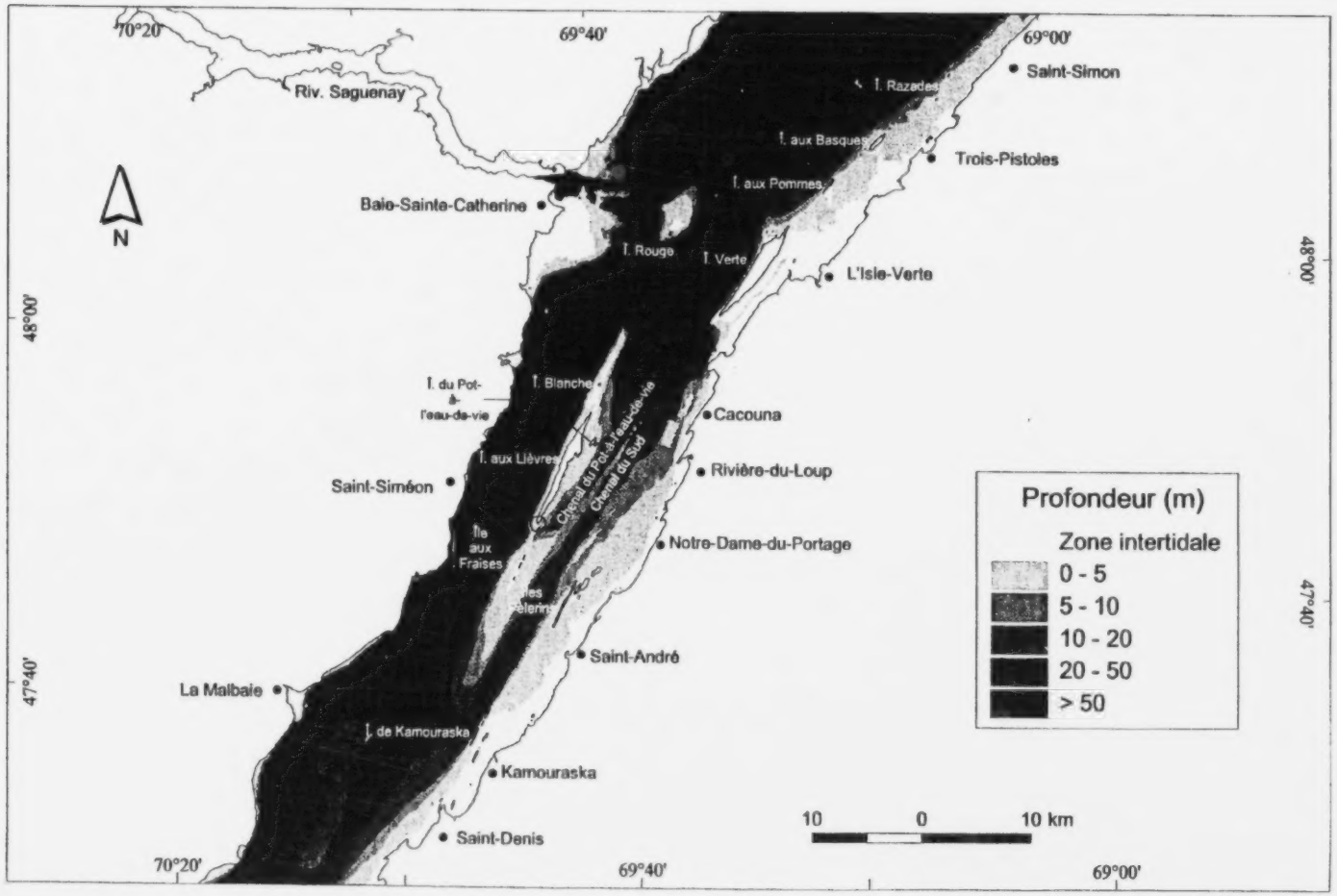

Figure 1. Carte représentant les principales localités mentionnées dans cette étude.

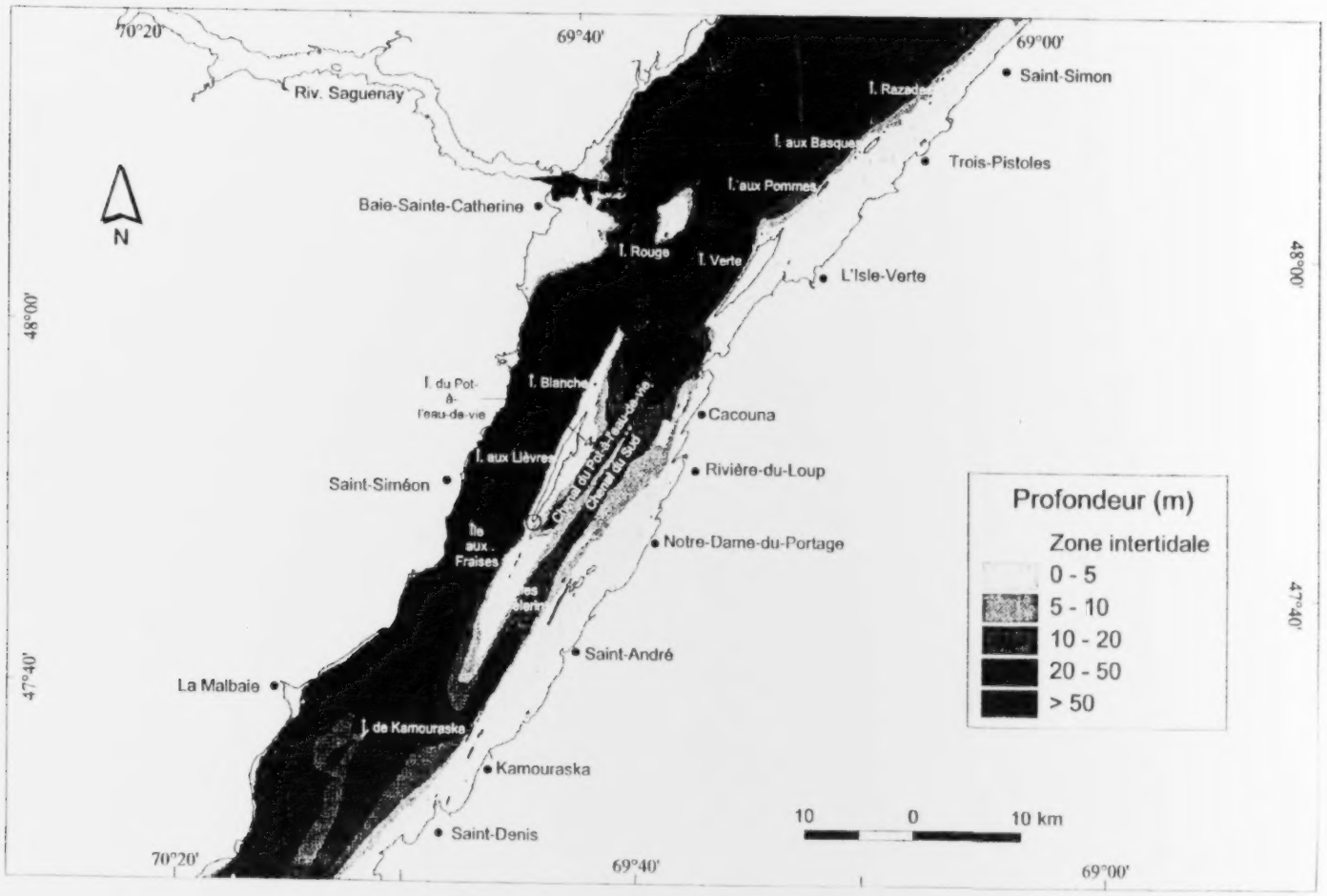

Figure 1. Carte représentant les principales localités mentionnées dans cette étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Stratégie de recherche

Le littoral sud compris entre l'île aux Basques et les îles Pèlerins a été inventorié intensivement par Bio-Conseil (1982a). Les méthodes utilisées étaient (1) un inventaire par échosondage pour repérer et suivre les bancs de hareng, (2) une série de transects de dragage pour tenter de repérer des concentrations d'œufs sur le fond et (3) une grille d'échantillonnage au filet maillant. Bien que des informations précieuses aient été ainsi récoltées, ces efforts n'avaient permis de localiser aucun site de fraye. Nous avons choisi comme approche principale le marquage acoustique et le suivi de harengs individuels qui pourraient éventuellement nous guider à un site de fraye.

Du 28 avril au 2 mai 1987, les travaux préliminaires ont consisté à effectuer des relevés d'échosondage afin de localiser les bancs de hareng entre les îles de Kamouraska et Trois-Pistoles. Les transects réalisés partaient de la rive sud et s'arrêtaient à la ligne constituée par les îles aux Fraises, aux Lièvres, Blanche et Rouge. Des concentrations de harengs ont ainsi été détectées à l'est de l'île Verte ainsi qu'à l'est du Gros Pèlerin. Un banc important de capelans en stade de fraye a été détecté et échantillonné au-dessus du chenal du Pot à l'Eau-de-vie.

Du 6 au 21 mai 1987, des harengs ont été munis d'émetteurs à ultrasons insérés dans la cavité abdominale qui permettaient de suivre leur position ainsi que leur profondeur. Les poissons ainsi marqués longeaient la côte de près sur une longue distance avec le montant, tandis qu'au baissant, ils s'éloignaient de la rive et redescendaient vers l'aval sur une courte distance. De tels itinéraires ont été documentés entre l'île Verte et les îles Pèlerins ainsi que le long de la côte sud de l'île aux Lièvres. Les résultats suggéraient que les sites de fraye pouvaient se situer dans les parties amont de ces deux secteurs. Cependant, aucun suivi de poisson marqué ne nous a menés directement à un site de fraye.

Une fois passée la date présumée de la fraye nous avons modifié notre méthode de recherche. En juin de l'année précédente (1986), l'observation d'une bande d'eiders à duvet s'alimentant en plongée nous avait permis de localiser une concentration de quelques centaines de milliers d'œufs à 2 km au sud-ouest des îles du Pot à l'Eau-de-vie entre les isobathes de 4 et 8 m. Comme les fonds des secteurs des Pèlerins et de l'île Verte avaient déjà été explorés sans succès par Bio-Conseil (1982a), nous avons entrepris l'examen des fonds compris entre le site de fraye mineur observé en 1986 et la pointe ouest de l'île aux Lièvres en couvrant les profondeurs de 3 à 15 m. Cet examen a été réalisé au moyen d'une caméra-vidéo montée sur un traîneau ainsi que par des traits de râteau décrits ci-après.

Les premiers œufs de hareng ont été trouvés le 5 juin à environ 2 km en aval de la pointe amont, du côté sud de l'île aux Lièvres. Il s'agissait de pièces d'algues et d'agrégats d'œufs sous forme de plaques à la dérive, à une profondeur de 13 m. Le courant qui les transportait était orienté de la pointe de l'île vers le chenal du Pot à l'Eau-de-vie. Les transects vidéo et les plongées sous-marines effectués alors sur le côté sud de l'île aux Lièvres vers la pointe amont n'ont pas révélé les surfaces couvertes d'œufs attendues. La poursuite de la recherche nous a menés vers la pointe,

puis sur le versant nord de l'île, où le 8 juin, la frayère a été découverte. La caractérisation de la frayère et de ses environs immédiats a été effectuée du 8 au 29 juin 1987 par une série de transects vidéo et par un échantillonnage du tapis d'œufs au moyen de traits de râteau. Une plongée de reconnaissance nous a aussi permis de constater *de visu* l'apparence générale du recouvrement du fond marin par les œufs .

Positionnement

Dans l'ensemble de l'aire d'étude, plusieurs sites dont les positions Loran-C pouvaient être déterminées avec précision sur les cartes du Service hydrographique du Canada ont servi à calibrer les lectures des différents appareils Loran-C avec la carte. Pour un même appareil, nos relevés ont indiqué que la lecture à un site donné était toujours la même, quelle que soit l'heure, la saison ou l'année (1986 ou 1987). De plus, dans la zone d'étude, la correction à appliquer pour un appareil donné était la même pour les différents sites témoins. Ainsi, les positions des sites échantillonnés soit avec la caméra-vidéo, soit avec le râteau ont pu être fixées sur les cartes en appliquant la correction appropriée à l'appareil Loran-C utilisé. La précision des positions Loran-C est de 20 m x 15 m dans la zone d'étude.

Distribution des œufs

Un appareil Phantom IV monté sur un traîneau, comportant deux caméras vidéo et équipé d'un système d'éclairage halogène, a été utilisé pour réaliser les transects d'inventaire visuel des fonds. L'une des caméras était dirigée vers l'avant tandis que l'autre visait verticalement une superficie de 39 x 39 cm sur le fond marin. Les images vidéo étaient enregistrées sur ruban magnétoscopique et visionnées simultanément sur le bateau. Les positions Loran-C étaient notées manuellement toutes les 30 secondes.

Le 11 juin, le site de fraye a été inventorié avec la caméra sous-marine en effectuant deux transects parallèles au rivage et plusieurs transects transversaux couvrant une distance totale de 5,5 km. Les zones présentant une couverture épaisse, mince et intermittente du tapis d'œufs ont été déterminées en utilisant les données de l'image et du son fournies par la caméra vidéo. La couverture était classée « épaisse » lorsque le traîneau glissait sans bruit sur un tapis d'œufs continu. Elle était « mince » quand le tapis d'œufs était continu mais qu'on entendait le frottement du traîneau sur le substrat. Et finalement, elle était « intermittente » lorsque l'image vidéo révélait une discontinuité dans la couverture d'œufs. Les épaisseurs correspondant à chaque type de couverture ont été établies à l'aide des plaques d'œufs recueillies par les traits de râteau au cours des transects vidéo. Les données ainsi obtenues ont été reportées sur carte bathymétrique en traçant à main levée les contours des différentes zones. Les superficies respectives des tapis de différentes épaisseurs ont été mesurées sur la carte à l'aide d'un planimètre.

Échantillonnage des œufs et des algues

Du 5 au 22 juin, l'échantillonnage des œufs a été réalisé au moyen d'un grappin constitué de trois barres de fer parallèles sur lesquelles étaient soudées perpendiculairement deux têtes de râteau, de chaque côté : cet instrument fut appelé le « râteau ». À chaque site d'échantillonnage, le râteau

a été lancé du bateau et traîné sur une distance d'environ 5 m avant d'être remonté à la surface. Le nombre total d'échantillons ainsi obtenus s'élève à 74, dont 52 sur l'aire de fraye. Aux fins d'analyse du patron temporel de développement et de mortalité des œufs, la durée de l'échantillonnage des œufs fut subdivisée en quatre périodes : 5-8 juin (I); 9-12 juin (II); 14-16 juin (III); 18-22 juin (IV).

La liste des différents types d'éléments récoltés lors de l'échantillonnage au râteau est présentée au Tableau 1. Les types 4 et 7 représentent des algues ou autres organismes ne portant pas des œufs . Les types 1 et 2 sont des œufs apposés directement sur le substrat, en plaques épaisses ou minces; les œufs en plaques minces sur laminaires sont du type 8; les œufs en grappes ou épars sur les algues sont les types 3 et 4, et les œufs épars sur des pierres constituent le type 6. Ces éléments étaient notés, triés et échantillonnés sur le pont de l'embarcation. Les oursins, étoiles de mer et poissons étaient dénombrés, puis rejetés à l'eau. Les plaques d'œufs ainsi que les algues portant des œufs étaient placées dans une solution de formaldéhyde : eau de mer à 4 % tamponnée, qui fut changée quelques jours plus tard pour une solution non tamponnée, afin d'assurer une meilleure conservation des embryons de hareng. Les algues sans œufs particulièrement volumineuses étaient ensachées, étiquetées et congelées. Nous avons constitué une collection de toutes les espèces d'algues récoltées, dont l'identification des spécimens fut effectuée par le Dr Paul Demalsy de l'Université du Québec à Rimouski et par Mme Louise Gendron du Ministère des pêches et des océans à l'Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli. Les noms scientifiques des algues suivent la taxinomie de Cardinal (1990).

Tableau 1. Types d'agrégations d'œufs et autres éléments récoltés lors de l'échantillonnage au râteau.

Type	Description	Traitement
1	Œufs en plaques épaisses (≥ 2 cm) avec ou sans algues incorporées	Formol
2	Œufs en plaques minces (≤ 2 cm) avec ou sans algues incorporées	Formol
3	Œufs en grappes sur algues	Formol
4	Œufs épars sur algues	Formol
5	Algues sans œufs	Congélation
6	Œufs épars sur pierres	Formol
7	Organismes divers : oursins, étoiles de mer, poissons, etc.	Décompte, rejet
8	Œufs en plaque mince sur laminaire[1]	Congélation

[1] Seule agrégation comprenant des laminaires

Les échantillons furent examinés en détail au laboratoire. Les trois principaux types d'agrégation d'œufs de chaque échantillon étaient sous-échantillonnés. L'épaisseur des plaques d'œufs était mesurée à tous les cm^2 au moyen d'un pic gradué. Un extrait de plaque de 2 x 2 cm servait à déterminer le stade embryonnaire et le taux de mortalité des œufs. Ces mesures étaient prises en prélevant des échantillons de 30 œufs à chacune des trois strates de profondeur de la plaque, soit en surface, au milieu et en-dessous. Le stade embryonnaire fut déterminé à la loupe binoculaire à l'aide de l'échelle de Jones *et al.* (1978) qui comprend 12 stades. La densité des œufs était mesurée en dénombrant tous les œufs d'un cube d'environ 1 cc prélevé à chaque strate de profondeur de la plaque et dont le volume était mesuré à ± 0,1 cc par déplacement d'eau dans un cylindre gradué. Les plaques étaient ensuite brisées afin d'identifier et de mesurer la longueur des deux principales espèces d'algues incorporées dans la masse d'œufs. Les mesures sur les algues portant des œufs en grappes ou épars (types 3 et 4) étaient les mêmes que celles sur les plaques mais non répétées pour les strates d'épaisseur de la masse d'œufs.

Nature du substrat et végétation

La nature du substrat et la couverture algale furent caractérisées à partir des images vidéo enregistrées lors des transects. L'analyse des images vidéo fut effectuée avec un appareil OPRS (Optical Pattern Recognition System) dédié au traitement d'images. La calibration de l'analyseur OPRS pour les images vidéo prenait en compte la largeur réelle de l'image dans l'eau, soit 39,38 cm (vs 54 cm mesuré dans l'air). Les images analysées pour la détermination de la taille granulométrique moyenne furent celles où la couverture d'œufs n'était pas de 100%. Pour chaque image, on calculait la couverture des catégories de substrat et la superficie totale couverte par la végétation. Les particules les plus petites accolées à la surface inférieure des plaques d'œufs étaient du gravier fin (> 2 mm). Par ailleurs, la définition des images vidéo s'arrêtait à 1 cm : nous avons donc établi la catégorie inférieure de granulométrie à 2 – 10 mm.

Océanographie physique

Les caractéristiques océanographiques du site furent étudiées au moyen d'appareils installés dans l'aire étudiée en 1987 et 1988. Un premier courantomètre, installé en 1987, fit défaut et aucune donnée océanographique ne put être obtenue pour la période pendant laquelle s'était déroulé l'échantillonnage des œufs. En 1988, un courantomètre S4 InterOceans Systems fut installé de nouveau près de la pointe amont de l'île aux Lièvres pour la période du 11 mai au 28 juin (Figure 2). Cet appareil permit d'obtenir une série de mesures de température, salinité, densité, profondeur, vitesse et direction du courant à un intervalle de vingt minutes pendant 48 jours. Les données recueillies par le courantomètre furent d'abord examinées graphiquement, puis une analyse spectrale fut appliquée à certaines séries.

Traitement statistique

Une comparaison du stade embryonnaire moyen selon le type d'agrégation d'œufs fut réalisée par analyse de variance. Pour cette comparaison les données des œufs provenant de la surface (S), du milieu (M) et du fond (F) (surface en contact avec le substrat) des plaques furent combinées. La structure des analyses était la suivante :

Facteur A : périodes;
Facteur B : sites nichés dans périodes;
Facteur C : formations à travers sites et périodes;
Facteur D : morceaux (ou réplicats dans les morceaux) nichés dans formations x sites.

Le stade embryonnaire moyen et le taux de mortalité selon la position dans l'épaisseur des plaques (niveaux) furent analysés selon la structure ANOVA suivante :

Facteur A : périodes;
Facteur B : sites nichés dans périodes;
Facteur C : morceaux (ou réplicats dans les morceaux) nichés dans sites;
Facteur D: niveaux S, M et F (ou S et F), facteur commun à tous les morceaux.

Lorsqu'il n'y avait pas d'interaction entre les périodes ou les sites avec les niveaux, alors le dénominateur du F était le Mean Square (MS) « morceaux ».

RÉSULTATS

Description de la frayère

Distribution des œufs

L'aire globale de dépôt des œufs de hareng consistait en un ovale allongé dont l'axe principal, mesurant environ 1600 m, longeait le côté nord de la pointe amont de l'île aux Lièvres (Figure 2). En largeur, la frayère s'étendait du rivage (isobathe 0 m) à l'isobathe de 7 m, couvrant 250 m dans sa plus grande largeur. La surface totale de la frayère fut évaluée à 285 900 m^2. L'analyse des échantillons récoltés au râteau ainsi que l'examen des images vidéo ont permis de définir approximativement la zonation de la densité d'œufs, du couvert végétal et du type de substrat (Figure 2 et Figure 3).

La zone de plus forte densité, caractérisée par un tapis d'œufs épais et continu sur plus de 1 km, s'étendait de l'isobathe de 2 m, limite approximative des basses mers de vive-eau, jusqu'à l'isobathe de 5 m. Une plongée de reconnaissance dans cette zone a permis de confirmer que le substrat, les roches et les algues étaient recouverts d'un tapis d'œufs continu. Le tapis mince entourant cette zone touchait presque le rivage (0 m) dans sa partie supérieure et s'étendait jusqu'à une profondeur maximale de 7 m dans sa partie nord-est. Enfin, la zone d'œufs dispersés s'étendait jusqu'à une profondeur maximale de 15 m, dans la partie nord de la frayère.

Substrat

Le substrat visible sur les images vidéo à travers la végétation ou dans la zone de couverture partielle des œufs était principalement constitué de cailloux (diam. 2 - 4 cm) et de galets (4 - 16 cm) (Figure 3). En outre, quelques plongées effectuées sur le site ont révélé la présence de roches et de boulders dispersés.

Couverture végétale

Les images vidéo ont révélé que le couvert végétal formait une bande étroite et bien délimitée d'environ 50 m de largeur et qui s'étendait de façon continue sur presque toute la longueur de la frayère aux environs des isobathes de 2 à 3 m (Figure 3). Cette bande d'algues macrophytes présentait généralement une couverture de 25 à 50 %, à l'exception de quelques zones de faible étendue qui montraient une couverture supérieure à 50 %. Les échantillons d'œufs provenant des zones de tapis épais et de tapis mince, soit les « plaques » d'œufs , contenaient presque tous des algues. La majorité des algues de ces échantillons étaient incomplètes, une partie étant enfouie dans la masse d'œufs tandis que le reste était absent.

On a également observé que la limite supérieure du tapis d'œufs continu correspondait de près à la limite supérieure de la couverture algale supérieure à 25 %, alors que sa limite inférieure était située à une profondeur où il n'y avait généralement plus d'algues. Du rivage, on pouvait apercevoir au moment des basses mers la limite supérieure du tapis d'œufs discontinu, sous la forme de petites plages d'œufs dispersées, situées entre le niveau des fucales et celui des laminaires partiellement émergées.

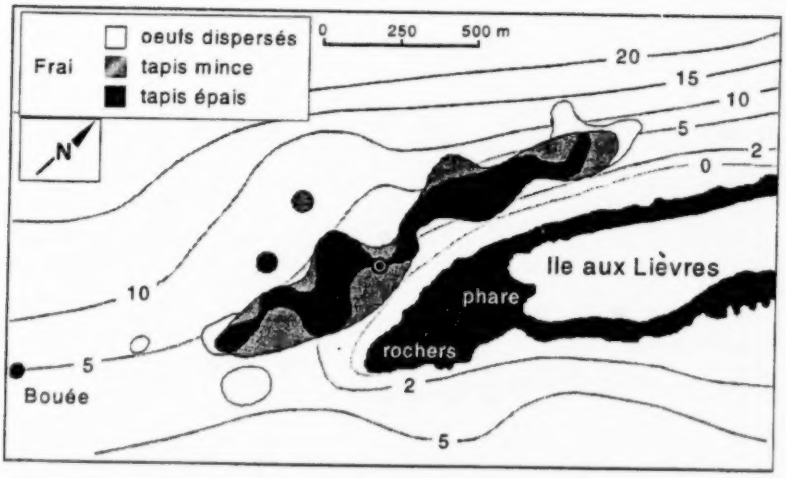

Figure 2. Distribution des œufs de hareng sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m.

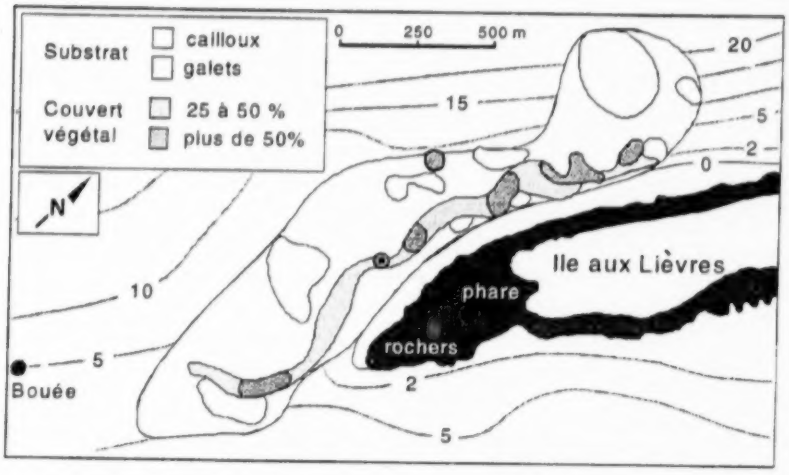

Figure 3. Couverture végétale et nature du substrat sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m.

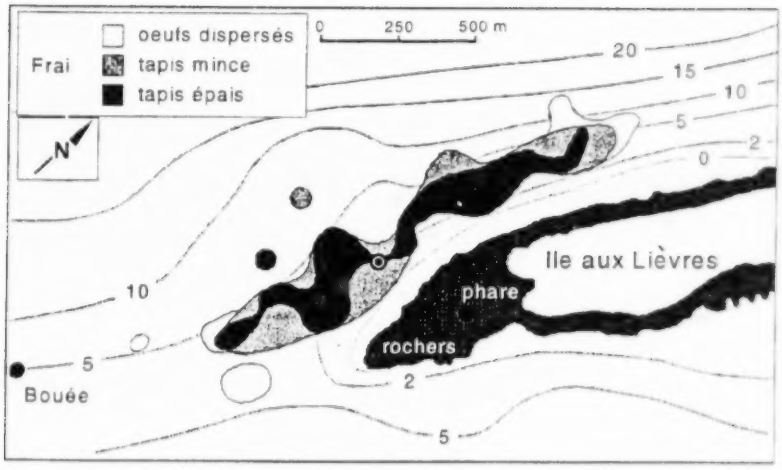

Figure 2. Distribution des œufs de hareng sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m.

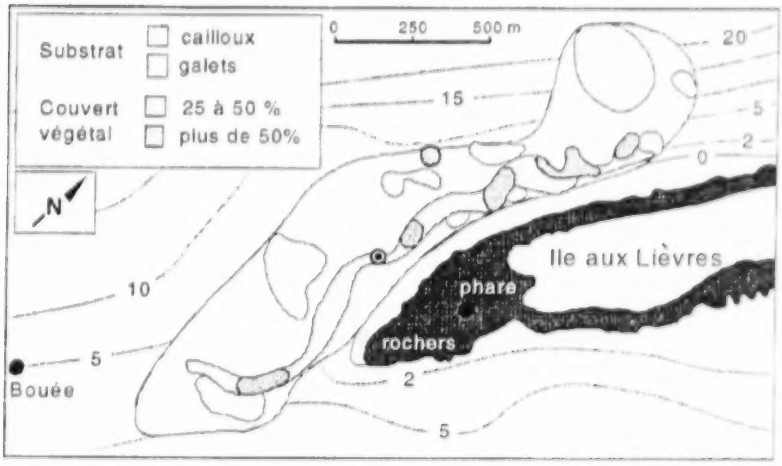

Figure 3. Couverture végétale et nature du substrat sur le site de fraye de l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Le point encerclé représente la position du courantomètre installé sur le site en 1988; les profondeurs sont en m.

Les diverses espèces d'algues récoltées dans la zone étudiée sont présentées au Tableau 2 et les fréquences d'apparition de celles qui ont été échantillonnées avec le râteau en association avec des œufs sont présentées au Tableau 3. Les algues les plus fréquemment associées au couvert d'œufs étaient *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens*, *Phyllophora truncata* et *Laminaria longicruris*, apparaissant respectivement dans 25, 22, 14 et 12 % des échantillons.

Tableau 2. Liste des algues et plantes vasculaires recueillies avec le râteau à l'île aux Lièvres au mois de juin 1987. Note : des hydrozoaires non identifiés à l'espèce ont aussi été récoltés.

Groupe	Espèce
Chlorophyta (algues vertes)	*Chaetomorpha capillaris*
	Chaetomorpha melagonium
Rhodophyta (algues rouges)	*Ceramium* sp.
	Halosaccion ramentacum
	Odonthalia dentata
	Palmaria palmata
	Phycodrys rubens
	Phyllophora truncata
	Polysiphonia sp.
	Ptilota serrata
Phaeophyta (algues brunes)	*Alaria esculenta*
	Ascophylum nodosum
	Euthora cristata
	Fucus disticus evanescens
	Fucus sp.
	Laminaria longicruris
	Pylayella sp. ou *Ectocarpus* sp.
Algues indéterminées	*Desmarestia* sp. (Phaeo.) ou *Cystoclonium* sp. (Rhodo.);
	Furellaria sp. (Phaeo.) ou *Polyides* sp. (Rhodo.)
Plantes vasculaires (débris)	*Spartina* sp.
	Zostera sp.

Les longueurs des algues dans la zone de couverture épaisse étaient difficilement mesurables parce que chargées d'œufs et souvent incomplètes. Cependant, des échantillons récoltés à proximité du site ou dans les zones de faible concentration d'œufs sur le site, ont fourni des mesures permettant une estimation de l'ordre de grandeur de ces algues. Les spécimens incomplets d'*Odonthalia dentata* présentaient des longueurs de 12 à 17 cm (une algue complète

avait 17 cm de longueur et portait 120 cc d'œufs); *Phycodrys rubens* pouvait atteindre jusqu'à 7,5 cm, tandis que la taille de *Phyllophora truncata* variait entre 2,5 et 17,5 cm. *Laminaria longicruris* présentait des stipes de plus de 35 cm et des frondes dépassant généralement 35 cm, dont quelques-unes complètes de 50 cm; une fronde de 32 cm portait 1326 cc d'œufs. À l'exception de *Laminaria longicruris*, la longueur des algues macrophytes entières variait de 7,5 à 22,5 cm.

Tableau 3. Fréquence d'apparition des espèces d'algues en association avec des œufs, prélevées avec le râteau à l'île aux Lièvres au mois de juin 1987.

Espèce[1]	Nombre d'échantillons	Fréquence (%)
Odonthalia dentata	48	24,7
Phycodrys rubens	42	21,7
Phyllophora truncata	28	14,4
Laminaria longicruris	23	11,9
Polysiphonia sp.	9	4,6
Halosaccion ramentacum	6	3,1
Ascophylum nodosum	3	1,6
Palmaria palmata	1	0,5
Euthora cristata	1	0,5
Ptilota serrata	1	0,5

[1] Le bris des algues a souvent empêché l'identification à l'espèce.

Caractéristiques océanographiques

Les moyennes des valeurs de température, de salinité et de densité (sigma t) enregistrées du 11 mai au 28 juin 1988 par le courantomètre S4, ont été respectivement de 6,2 °C, 20,6 ‰ et 16,2. La salinité et la densité n'ont présenté aucune tendance nette pendant la période. Par ailleurs, la température a montré une augmentation régulière de 0,10°C par jour, attribuable au réchauffement printanier de la masse d'eau. Les moyennes de vitesse et d'orientation du courant ont été de 12,06 $cm \cdot s^{-1}$ et de 208,2 degrés par rapport au nord magnétique. Le courant était donc orienté en moyenne vers l'amont, sur un axe correspondant à l'axe longitudinal de la frayère. Les données du courantomètre n'ont pas indiqué de renversement du courant par la marée à cet endroit. Des mesures indirectes de courant ont aussi été obtenues en calculant le déplacement du bateau, laissé à la dérive au-dessus du site de fraye : on a ainsi enregistré quelques valeurs supérieures excédant 3 nœuds (1,46 $m \cdot s^{-1}$).

L'analyse spectrale de la température, de la salinité, de la vitesse du courant et de ses composantes perpendiculaire et parallèle à la rive montre que, pour chacune de ces variables, la majeure partie de l'énergie se concentre dans les basses fréquences, c'est-à-dire dans des oscillations ayant une période supérieure à 3,5 heures ce qui suggère que les courants de marée sont le principal agent énergétique sur le site. L'analyse spectrale de la température met en évidence une contribution à peu près égale des composantes semi-mensuelle et semi-diurne de la

marée. Pour les autres variables, l'influence de la composante semi-mensuelle semble prédominante.

Développement et mortalité des œufs

Développement des œufs et date de fraye

Les œufs récoltés au cours des quatre périodes d'échantillonnage furent classifiés dans les stades de développement 5 à 11, parmi les 12 stades de l'échelle de Jones *et al.* (1978) (Figure 4). L'absence d'œufs classés dans les stade 1 à 4 suggère que dès la période I (5-8 juin) la fraye était terminée depuis un certain temps. Le stade 11 n'a été détecté que pour une petite partie des œufs et le stade 12 n'a été déterminé dans aucun cas : ceci suggère une courte durée de ces stades ou une destruction ou dispersion lors de l'échantillonnage. Dans la période I, la majorité des œufs étaient classés dans les stades 7 à 9 (moyenne : 7,9 ± 0,1), le stade 10 ne comprenant qu'une minorité des œufs et le stade 11, aucun. Dans la période II (9-12 juin), la grande majorité des œufs étaient classés dans le stade 10 (moyenne : 9,6 ± 0,1), les stades 7 à 9 ne comprenant que très peu d'œufs; il y avait cette fois une petite quantité d'œufs au stade 11. Au cours des périodes III et IV (13-16 juin et 17-22 juin), la fréquence relative des œufs de stade 10 a diminué progressivement, les stades 7 à 9 reprenant de l'importance, et la moyenne du stade de développement a également diminué, passant à 8,9 ± 0,2, puis à 8,7 ± 0,1. Ainsi, il semble que le pic de l'éclosion ait eu lieu dans la période II, soit entre le 9 et le 12 juin. En effet, la plus grande fréquence des stades les plus avancés, stade 10 et stade 11, est atteinte au cours de cette période.

À la température moyenne de 6,2 °C (données de 1988), le temps d'incubation des œufs aurait été de 19,3 jours selon les expériences d'incubation de McQuinn *et al.* (1983) et de 22 jours, selon celles de Munro et Gagné (1985). En utilisant la moyenne des deux estimations, soit 20,6 jours, et une date d'éclosion se situant entre le 9 et le 12 juin (10,5), la date de fraye de la première cohorte de harengs pour l'année 1987 serait comprise entre le 19 et le 22 mai, soit le 21 (20,85).

Facteurs de développement des œufs

L'analyse de variance du stade de développement en fonction de la période d'échantillonnage, du type d'agrégation et de la strate d'épaisseur confirme comme on s'y attend que le développement des œufs varie avec le temps ($F = 23,15$, $dl = 3$, $p < 0,001$) mais qu'il est aussi influencé significativement par le type d'agrégation des œufs ($F = 3,15$, $dl = 4$, $p < 0,01$). La strate d'épaisseur – surface, milieu ou dessous de la plaque – n'a aucun effet significatif sur le taux de développement des œufs. L'analyse n'a révélé aucune interaction significative entre les facteurs période, agrégation et strate. Le stade moyen de développement des œufs des types d'agrégation 3 et 4 (9,2 ± 0,17 et 9,3 ± 0,17) était plus avancé que celui des œufs des autres types d'agrégation. Le test de comparaison multiple de Scheffé sur le stade moyen de développement confirme que les types d'agrégation 3 et 4, soit les grappes d'œufs et les œufs épars sur une algue, se distinguent significativement des autres types (Tableau 4).

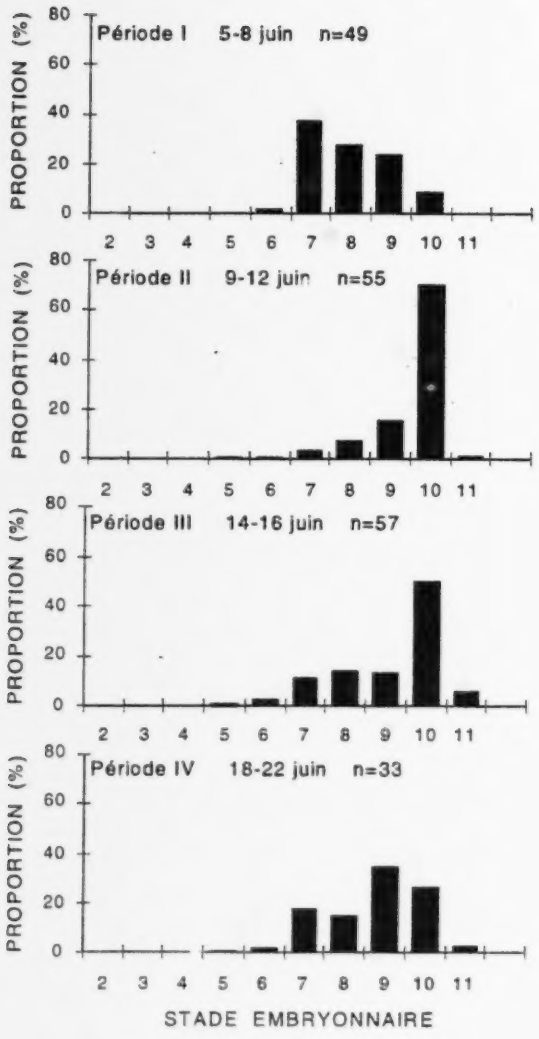

Figure 4. Fréquence relative des stades de développement des échantillons de 30 œufs de hareng à l'île aux Lièvres en juin 1987, pour chacune des quatre périodes d'échantillonnage (I à IV).

Tableau 4. Comparaisons multiples du stade moyen de développement embryonnaire entre les types d'agrégation (cf. Taleau 1) d'œufs.

Types comparés	Différence observée	Différence critique	Probabilité
Type 1 vs type 2	0,134	0,564	0,969
vs type 3	0,553	0,529	0,035
vs type 4	0,588	0,659	0,108
vs type 8	0,469	0,682	0,336
Type 2 vs type 3	0,686	0,613	0,019
vs type 4	0,721	0,728	0,054
vs type 8	0,335	0,749	0,745
Type 3 vs type 4	0,035	0,702	1,000
vs type 8	1,022	0,723	0,001
Type 4 vs type 8	1,057	0,823	0,004

Mortalité des œufs

L'analyse de variance du pourcentage d'œufs morts en fonction de la période d'échantillonnage, du type d'agrégation et de la strate confirme que la mortalité des œufs varie entre les périodes ($F = 26,54$, $dl = 3$, $p < 0,001$) (Figure 5). On observe à travers les quatre périodes d'échantillonnage une augmentation du taux de mortalité des œufs. En période I, la mortalité moyenne est sous la valeur de 8,3 % si l'on excepte une valeur extrême avec écart-type élevé; elle est encore inférieure à 8,3 % en période II; puis elle varie entre 8,3 et 16,6 % en III et entre 16,6 et 83,3 % en IV. En comparant ces valeurs avec le patron de développement des œufs (Figure 4), on constate que la proportion d'œufs morts est relativement faible avant et pendant la période principale d'éclosion (moyenne de 13,4 %), alors qu'elle augmente considérablement après l'éclosion, en période IV (moyenne de 53,3 %).

L'analyse montre également qu'il y a une interaction significative entre les variables indépendantes PÉRIODE et TYPE D'AGRÉGATION ($F = 2,85$, $dl = 11$, $p < 0,01$). Cependant, même compte tenu de cette interaction, le taux de mortalité est influencé par le type d'agrégation des œufs ($F = 3,40$, $dl = 4$, $p = 0,01$): les œufs épars sur algues (type 4) montrent une mortalité globale plus élevée, et les œufs sur laminaires (type 8), une mortalité moins élevée que les autres types d'agrégation. Ces différences sont surtout évidentes à la période IV. Quant à la strate de provenance des œufs – surface, milieu ou dessous de la plaque, aucun effet significatif sur la mortalité des œufs n'a été révélé.

D'autres causes de mortalité ont été notées mais sans être évaluées quantitativement. Ainsi, les plaques d'œufs recueillies lors de la prospection avec le râteau (cf. Méthodes) indiquent une certaine érosion du tapis d'œufs. Par ailleurs, à la marée basse on a pu observer que les goélands

argentés et les goélands marins consommaient des œufs à même les masses éparses constituant la limite supérieure de la frayère; on observait également des eider à duvet plongeant au-dessus du site. Enfin, une fois sur vingt environ, les coups de râteau effectués pour échantillonner le tapis d'œufs rapportaient des plies d'environ 20 cm.

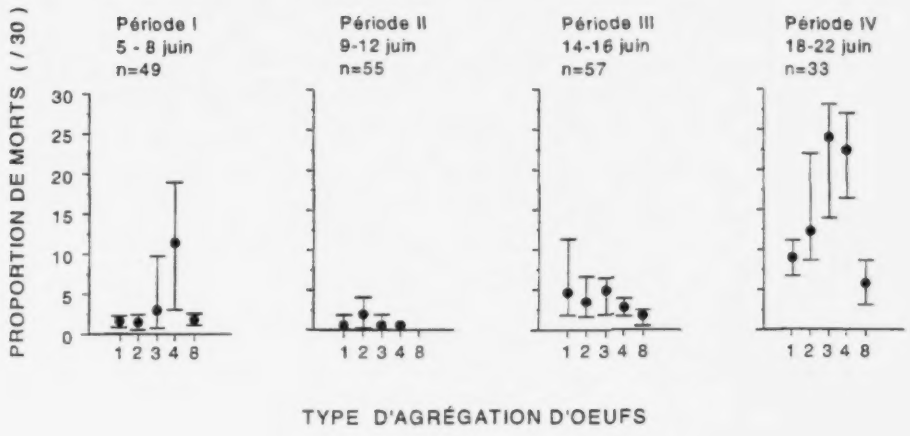

Figure 5. Valeur moyenne et écart-type de la proportion d'œufs morts (échantillons de 30 œufs) dans les divers types d'agrégation (cf. Tableau 1) au cours des quatre périodes d'échantillonnage.

Nombre d'œufs et biomasse de géniteurs

Abondance totale des œufs

Les superficies des tapis épais et mince ont été estimées respectivement à 141 400 m² et 81 900 m² (Tableau 5). La superficie du tapis discontinu fut calculée à partir de son étendue totale et du pourcentage de recouvrement par le tapis d'œufs, estimé globalement d'après les images vidéo à 50%, résultant en une valeur de 31 550 m². L'épaisseur du tapis épais variait de 1,6 à 3,7 cm, la moyenne étant de 2,36 cm, tandis que celle du tapis mince allait de 0,7 cm à 1,6 cm, pour une moyenne de 1,14 cm. L'épaisseur du tapis discontinu fut estimée à la moitié de celle du tapis mince, soit 0,57 cm. La densité moyenne des œufs, mesurée sur 41 échantillons, était de 371 œufs·cm^{-3} (min. 342, max. 435). Partant de ces données, l'estimation du nombre total d'œufs qui se trouvaient sur la frayère au cours de l'échantillonnage est de $1651 \cdot 10^9$. Cette estimation ne tient pas compte des œufs fixés aux algues et parois verticales des roches. Par exemple la couche

mince d'œufs sur chaque côté des frondes de laminaires avait une épaisseur variant entre 0,7 et 1,2 cm.

Tableau 5. Calcul du nombre d'œufs et de la biomasse des géniteurs (mâles et femelles) associés directement au site de fraye de l'île aux Lièvres en 1987.

	OEUFS				GÉNITEURS	
Recouvrement	Superficie (m^2)	Épaisseur (cm)	Densité[γ] (10^6 œufs·m^{-2})	Abondance (x 10^9)	Nombre[δ] (x 10^6)	Biomasse[ε] (t)
continu épais	141 400	2,36	8,8	1238	71,1	10 738
continu mince	81 900	1,14	4,2	346	19,9	3 004
discontinu	31 050[α]	0,57	2,1	67	3,8	579
MOYENNE		1,75	6,5			
TOTAL	254 850[β]			1651	94,8	14 321

[α] 50% de recouvrement sur une aire totale de 62 100 m^2

[β] Superficie globale incluant les discontinuités = 285 900 m^2

[γ] Facteur de conversion : n œufs·cc^{-1} = 371

[δ] Facteur de conversion : œufs·femelle^{-1} = 34 820

[ε] Facteur de conversion : masse moyenne des géniteurs = 151 g

Biomasse de géniteurs

Les captures de hareng de printemps effectuées dans la région de l'île Verte en 1987 étaient constituées à plus de 75 % d'individus dont l'âge était de 4 ou 5 ans en proportions à peu près égales (Lambert 1990). Les individus de 4 ans avaient une longueur moyenne de 270 mm et un poids moyen de 142 g, tandis qu'à 5 ans, ces paramètres étaient respectivement de 280 mm et 160g (Lambert 1990). Les poids à l'âge, introduits dans la relation poids-fécondité établie par Auger et Powles (1980) pour cette population (Log F = 1,046 + 1,604 Log Poids; r = 0,89), ont permis de calculer la fécondité moyenne des femelles comme étant de 34 820 œufs. Le nombre total d'œufs estimé pour la frayère de l'île aux Lièvres, divisé par la fécondité moyenne des femelles, donne comme résultat 47,4 x 10^6 femelles (Tableau 5). Sur la base d'un rapport des sexes de 1:1, et d'un poids moyen individuel de 151 g, la biomasse reproductrice –mâles et femelles- calculée pour cette frayère est de 14 321 t.

DISCUSSION

Caractéristiques de la frayère

Profondeur, forme et superficie

À l'île aux Lièvres, les œufs occupaient principalement les profondeurs de 0 à 7 m, allant jusqu'à un maximum de 15 m : cette répartition bathymétrique est typique de la plupart des frayères de printemps (Tableau 6). Cependant il existe aussi un certain nombre de frayères de printemps situées en eau plus profonde (15-90 m); elles sont localisées dans l'Atlantique nord-est, en Écosse, Norvège et Islande (Parrish *et al.* 1959, Fridriksson et Timmermann 1951). La forme allongée de la frayère (1600 m x 180 m), son orientation parallèle à la rive et dans le sens du courant de marée, sont également des caractéristiques représentatives des frayères de printemps (Tableau 7). Ainsi, Bolster et Bridger (1957) ont observé dans le Pas de Calais une frayère de 3200 m de longueur par 350 à 400 m de largeur située sur un fond de pierre et gravier, et orientée dans la direction du courant de marée. À Escuminac, dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent, Messieh *et al.* (1985) décrivent également une frayère de 2200 m de longueur par 400 m de largeur moyenne. De même, Clarke et King (1985) rapportent que les frayères de Burton Point et Castle Reach, dans le sud-ouest du Pays de Galles, ont toutes deux une forme allongée et alignée avec le courant de marée, leurs dimensions étant de quelque 600 m x 130 m (Tableau 7). La superficie (29 ha) de la frayère de l'île aux Lièvres la classe parmi les frayères de petites dimensions (Tableau 7).

Distribution des œufs , substrat, végétation

Le substrat du site de l'île aux Lièvres est caractérisé par des cailloux de 2 à 4 cm de diamètre et des galets en proportion moindre. Gravier, galets et cailloux sont des substrats fréquents de frayères de printemps (Tableau 6). On retrouve aussi des substrats de roche-mère et de sable mais qui ne servent pas directement de support aux œufs. Sur la roche-mère, le support principal est généralement constitué par des algues (Tibbo *et al.* 1963) tandis que sur les fonds sableux, les œufs adhèrent exclusivement à la zostère (Haegele et Schweigert 1985). Aucun fond de vase ne constitue le substrat de frayères de hareng. Les frayères d'automne et les frayères de printemps en eau profonde présentent pour leur part des fonds de gravier et de galets et les œufs sont directement déposés sur le substrat (Tableau 6).

À la différence de la majorité des frayères de printemps où le support pour les œufs est constitué principalement par la végétation en place (Tableau 6), les œufs à l'île aux Lièvres semblaient autant sinon plus déposés directement sur le substrat. Cependant cette situation peut avoir été causée par la forte densité des géniteurs lors de la fraye. La masse d'œufs récoltée dans les échantillons dépassait de beaucoup la capacité de support de la végétation seule. On constate en effet que l'épaisseur de la couche d'œufs sur le substrat (1,8-3,7 cm) dépassait de beaucoup l'épaisseur observée sur les frondes de laminaires (0,7-1,2). Néanmoins, la zone de forte densité, située aux profondeurs de 2 à 3 m, correspondait à la zone de couverture algale maximale. Messieh *et al.* (1985) ont aussi observé que la délimitation de la frayère au large d'Escuminac concorde avec celle des algues macrophytes et d'autres études ont également montré une relation directe entre la densité des œufs et la couverture algale (Tibbo *et al.* 1963; Pottle *et al.* 1980; Haegele et Schweigert 1985).

La fréquence des algues récoltées en association avec des œufs dans les échantillons au râteau a révélé une prédominance, par ordre décroissant, des algues rouges *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens* et *Phyllophora truncata* ainsi que de *Laminaria longicruris*. La prédominance des algues à port arbustif concorde avec les différences de taux de développement selon le type d'agrégation des œufs . À pareille date, les œufs en grappes ou épars sur une algue autre que laminaire (types 3 et 4) étaient plus avancés que ceux qui se trouvaient en plaque mince sur une laminaire (type 8) ou en plaques épaisses ou minces sur le substrat (types 1 et 2). Notons que les plaques contenaient souvent des algues à port arbustif mais enfouies dans la masse d'œufs alors que les types 3 et 4 représentent des algues individuelles non enfouies. Dans la mer Baltique, les algues filamenteuses vertes (*Cladophora* sp.) et brunes (*Pilayella* sp., *Ectocarpus* sp.) constituent le support des œufs le plus fréquent, tandis que certaines frayères sont dominées par la zostère ou comprennent une proportion importante de *Potamogeton* sp. En Colombie-Britannique les frayères sont principalement de deux types, soit dominées par la zostère, soit par les algues rouges (Haegele *et al.* 1981). Dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent, les algues rouges *Chondrus crispus*., *Palmaria palmata*, et *Phyllophora* sp., de même que les fucales, *Fucus* sp. et *Ascophyllum*, constituent la végétation en place et servent de support principal pour les œufs (Tableau 6). Le site de fraye de l'île aux Lièvres s'apparente donc au type de frayères associées aux algues rouges, rencontrées aussi dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent et en Colombie-Britannique.

Océanographie

Pendant la période de développement des œufs, la frayère semble soumise à un régime océanographique particulier, ayant à la fois des caractéristiques d'un milieu à haute énergie et d'un milieu stable. Ainsi, la frayère est exposée à un courant d'une vitesse moyenne d'environ 0,12 $m \cdot s^{-1}$ avec des pointes à plus de 1,20 $m \cdot s^{-1}$. Les vitesses maximales de courant des frayères de printemps excèdent généralement 1,0 $m \cdot s^{-1}$ (Tableau 6). Même les frayères d'automne occupant des profondeurs de plus de 30 m sont soumises à des courants de marée intenses (Tableau 6). À la faible profondeur du site de l'île aux Lièvres, les vagues et la houle sont aussi susceptibles d'une influence non négligeable sur la circulation d'eau dans la frayère. Toutefois, l'analyse des données montre qu'à cette période de l'année, la majeure partie de l'énergie se concentre dans les basses fréquences, ce qui suggère que les courants de marée sont le facteur important de circulation d'eau.

La direction constante du courant observée au site de fraye, soit vers le bout de la pointe amont de l'île, suggère que les larves seraient entraînées dans cette direction et pourraient être entraînées dans le chenal du Pot-à-l'eau-de-vie comme l'ont été de nombreuses plaques d'œufs récupérées au râteau dans ce secteur. Ceci correspondrait aux observations de Fortier et Gagné (1990) qui ont rapporté des concentrations importantes de larves vésiculées dans ce secteur. Une caractéristique essentielle du site de fraye serait donc –comme proposé par Sinclair et Iles (1985)- son positionnement en relation avec l'emplacement des particularités physiques associées à la rétention des larves. Fortier et Gagné (1990) ont montré que le secteur compris entre l'île aux Lièvres et la rive sud présente de telles caractéristiques et que les larves y sont effectivement maintenues pendant une longue période. Il se pourrait donc que les sites favorables ne soient pas seulement ceux présentant des caractéristiques de substrat, végétation et courant local appropriés mais parmi ces derniers, ceux associés à de tels secteurs de rétention larvaire. Rajasilta *et al.*

Tableau 6. Caractéristiques physiques, type de végétation et taux de mortalité des œufs associés à des frayères de printemps et d'automne, localisées dans différentes mers de l'hémisphère nord.

Région	Saison prin/aut	Profondeur (m)			Courant m/s	Substrat type*	Substrat diam.	Végétation types** et genres***	Support des œufs	Mortalité	Référence
		haut	bas	lim.			mm		végé. / sub.	%	
Mer Baltique	p	0,5	7,0							9 - 50	Rajasilta *et al.* 1993
Mer Baltique	p	1,0	4,0			g, s		Cl	v	< 15	Rajasilta *et al.* 1989
Mer Baltique	p	0,2	6,5		> 1,0	rm, r, g, s		al. fil., al. rou., Zo	v	7 - 35	Oulasvirta *et al.* 1985
Mer Baltique	p	0,5	4,0	20				Ce	v		Aneer *et al.* 1983
Mer du Nord	p	0,5	4,0			c, cq	8 - 16			14	Dempsey et Bamber 1983
Mer du Nord	a										Bolster et Bridger 1957
Mer d'Irlande	a		44,0		1,5	g, c, cq	5				Bowers 1969
Mer Celtique	p				1,0	cq, g	2 - 5				Clarke et King 1985
Golfe du Maine	a	35,0	50,0		1,5						Cooper *et al.* 1975
Golfe du Maine	a		50,0		1,5	g		aucune	s	8	Caddy et Iles 1973
Baie de Fundy	a				1,0	gl, s		absente; De	s		McKenzie 1964
S.-O. Golfe du S.-Laurent	p	0,8	3,3			gr, r, s		Ch, Fu	v+s	30	Messieh *et al.* 1985
S.-O. Golfe du S.-Laurent	p	0,9	4,3			gr, r, s		Ch, Fu, Pa, Ph	v		Pottle *et al.* 1980
Baie des Chaleurs	p	1,0	6,0			gr, r, g		Ch, Fu, As, Ph, La	v	7	Tibbo *et al.* 1963
Estuaire du Saint-Laurent	p	0,0	7,0	15	1,5	g, gl	20-40	Od, Py, Ph, La	s+v	13	Cette étude
Détroit de Géorgie	p	1,0	5,0	13				Zo; al. rou.	v	10	Haegele *et al.* 1981
Détroit de Géorgie	p								v		Haegele et Schweigert 1985
Mer de Barents et mer d'Okhotsk	-									75	Galkina 1971

* (rm) roche-mère; r (roche); (gr) grès; (gl) galets; (c) cailloux; (g) gravier; (s) sable; (cq) coquilles et fragments

** (al. rou.) algues rouges; (al. fil.) algues filamenteuses;

*** (Cl) *Cladophora*, (Ce) *Ceramium*, (Zo) *Zostera*, (De) *Desmarestia*, (Ch) *Chondrus*, (Fu) *Fucus*, (Pa) *Palmaria*, (Ph) *Phyllophora*, (La) *Laminaria*, (Od) *Odonthalia*, (Py) *Phycodrys*

Tableau 7. Caractéristiques relatives à la taille de frayères de hareng de printemps et d'automne, dans différentes mers de l'hémisphère nord.

Région	Saison print/aut	Long. (m)	Larg.	Aire (ha)	Épaisseur moy. (mm)	Épaisseur max.	Densité moy. ($\times 10^6 \cdot m^{-2}$)	Densité max.	Œufs ($\times 10^{10}$)	Femelles ($\times 10^6$)	Référence
Mer Baltique	p			0,1-10			0,1	2,5	0,02-12		Rajasilta *et al.* 1993
Mer Baltique	p						1,2	2,3			Rajasilta *et al.* 1989
Mer Baltique	p						0,5	1,7			Oulasvirta *et al.* 1985
Mer Baltique	p	90-4000	10-100	0,1-170			0,6	0,8			Aneer *et al.* 1983
Mer du Nord	p			1			0,5		2,0		Dempsey et Bamber 1983
Mer du Nord	a	3200	350	112							Bolster et Bridger 1957
Mer d'Irlande	a	250	110	3	10	13*	1,3		4,0		Bowers 1969
Mer Celtique	p	600	130	8	7	29	1,5		120,0	3,0	Clarke et King 1985
Golfe du Maine	a			63			0,1	0,2	82,0		Cooper *et al.* 1975
Golfe du Maine	a				15	20	3,6				Caddy et Iles 1973
Baie de Fundy	a			6	19	35	3,2		210,0		McKenzie 1964
S.-O. Golfe du S.-Laurent	p	2200	400	88	1	7	< 0,1	0,2	22,0		Messieh *et al.* 1985
S.-O. Golfe du S.-Laurent	p	> 450	250	11-56			< 0,1	< 0,1	0,1 - 0,5	0,014	Pottle *et al.* 1980
Baie des Chaleurs	p	> 1800	210	> 38	25	47	11,4	21,0	> 3550	> 93	Tibbo *et al.* 1963
Estuaire du Saint-Laurent	p	1600	180	29	18	37	6,5	13,7	1651	47	Munro *et al.* 1998
Détroit de Géorgie	p	2400	180	43			0,7	2,0	260		Haegele *et al.* 1981
Détroit de Géorgie	p		150			29	1,2	4,0			Haegele et Schweigert 1985
Mer de Barents et mer d'Okhotsk	-			23	23	29		5,0		18	Galkina 1971

* En italiques : valeur des épaisseurs calculées d'après le nombre de couches d'œufs rapporté: (n couches·1,43 mm·couche^{-1} * % couverture; Caddy et Iles 1973)

(1993) ont également démontré que dans la mer Baltique plusieurs sites présentent des caractéristiques locales favorables, mais que ceux utilisés sont les plus proches des couloirs de migration le long de fosses profondes pénétrant dans l'archipel de Finlande. Le site de l'île aux Lièvres est peut-être aussi le terminus d'un couloir de migration important constitué par le chenal du Pot-à-l'eau-de-vie.

Développement et mortalité des œufs

Développement des œufs, date d'éclosion et date de fraye

Le jour modal d'éclosion a été estimé au 10 juin, soit le milieu de la période II (9 au 12 juin), parce que la fréquence la plus élevée du stade de développement le plus avancé est observée dans cette période. En effet, à cette période, la fréquence du stade 10 atteint 70 %, ce qui indique qu'une forte majorité des embryons sont proches de l'éclosion. Notre estimation de la date d'éclosion des œufs (10,5 juin) est très proche des dates d'éclosion qu'il est possible d'inférer à partir des études précédentes sur les larves de hareng. Bio-Conseil (1982a), Henri *et al.* (1983) ainsi que Fortier et Gagné (1990) ont échantillonné les larves vitellines dans le secteur Rivière-du-Loup, Ile aux Lièvres et Iles Pèlerins juste après l'émergence de juin. Utilisant l'histogramme de fréquence des longueurs des larves, la taille à l'éclosion ainsi que le taux de croissance (Fortier et Gagné 1990; Munro et Gagné 1985), nous avons calculé à un ou deux jours près la date d'éclosion à partir de la date de capture. Ce calcul pour les années 1979 à 1982 et pour 1985 donne comme résultats les dates d'éclosion suivantes : 09/06, 09/06, 04/06, 11/06 et 09/06. Si ces estimations sont justes, elles indiquent une constance interannuelle assez remarquable dans la date d'émergence des larves.

La date de fraye pour l'année 1988 fut estimée au 21 mai (période II : 19-22 mai) à partir du jour modal d'éclosion et de la durée de développement embryonnaire à la température de l'eau mesurée en 1988. La stabilité des dates d'éclosion estimées précédemment à partir des données sur les larves vitellines suggère une date de fraye stable entre les années. Cependant, cette hypothèse demeure incertaine. Les observations faites par Bio-Conseil (1982b) sur le banc de hareng à l'île Verte démontrent en effet une variabilité interannuelle importante dans la date de migration massive de ce banc peu avant la fraye. De plus, une date d'éclosion relativement stable ne serait pas incompatible avec une date de fraye variable dans la mesure où la montée progressive de la température de l'eau à cette période de l'année régulariserait le moment de l'éclosion.

La mouvée massive du banc de hareng avant la fraye a été mise en évidence pour la première fois par Bio-Conseil (1982b), suite à des croisières d'échosondage en 1980, 1981 et 1982, qui ont révélé que pour chacune des trois années d'étude, le hareng s'est rassemblé au début du mois de mai en un banc important situé approximativement au-dessus de l'isobathe de 25 m, entre la pointe est de l'île Verte et l'île aux Basques. En 1980 et 1982, le banc s'est dispersé subitement, une journée après le jour d'amplitude minimale des marées (mortes-eaux) du mois de mai. Nous définissons ce jour comme celui présentant la plus faible moyenne d'amplitude des deux marées courantes. En 1981, le départ du banc eut lieu deux jours après l'amplitude minimale des marées; cependant, il y avait eu une forte tempête les trois jours précédents. Dans chaque cas, la disparition du banc a coïncidé avec une augmentation marquée des captures dans les fascines de

l'île Verte. En 1983 et 1984, le banc ne fut pas suivi; cependant, un pic marqué des captures fut enregistré le jour suivant les marées de mortes-eaux pour chacune des deux années. Ainsi, pour ces cinq années, les dates de départ du banc auraient été associées aux marées de mortes-eaux, lesquelles ont varié entre les années du 9 au 23 mai. Ces observations ne sont pas isolées : Clarke et King (1985) ont documenté l'augmentation progressive de la taille du banc principal au-dessus d'un site de fraye en mer Celtique, puis sa dispersion subite immédiatement après la fraye. Ils ont aussi montré qu'entre la mi-mars et le début de mai les pics de captures dans les pêches à hareng situés au-dessus ou autour de la frayère coïncidaient avec les marées de mortes-eaux. Nous suggérons de fixer les observations de Bio-Conseil (1982b) et de Clarke et King (1985) sous forme d'une hypothèse à l'effet que la date de fraye serait associée à un mouvement du banc de hareng le jour suivant les marées de mortes-eaux.

Mortalité des œufs

Le pourcentage d'œufs morts ne présente pas de différence significative entre les types d'agrégation pendant les trois premières périodes. La moyenne de mortalité pour ces trois périodes est de 13,4 %, tandis que pour la période IV, elle est de 53,3 %. La mortalité plus élevée observée à la période IV semble s'expliquer par le fait que cette période vient après la période d'éclosion (périodes II et III). Deux facteurs peuvent expliquer alors la montée rapide du pourcentage de mortalité. D'une part, les embryons ayant connu un développement problématique meurent peut-être en plus grand nombre vers la fin de la période de développement. D'autre part, le grand nombre d'éclosions laisse en place seulement les capsules d'œufs , lesquelles ont tendance à s'effriter et à disparaître. Ainsi, la proportion de morts calculée augmenterait parce que le dénominateur de cette proportion –total des morts et des vivants restants- diminue en raison de l'éclosion des larves. On peut expliquer de la même façon la différence de mortalité entre les types d'agrégation en période IV. Les types 3 et 4 présentant en période IV les plus hauts taux de mortalité sont aussi ceux ayant connu un taux de développement plus rapide et une éclosion sans doute plus complète à cette date. Ils sont donc plus sujets à une surévaluation du taux de mortalité par disparition des œufs éclos. Par ailleurs, le taux de mortalité plus faible des œufs sur laminaires serait dû à leur développement plus lent associé à une éclosion plus tardive.

Les plaques d'œufs sur laminaires ou sans substrat autre que des pièces de gravier et des morceaux d'algues rouges, détectées à la tête du chenal du Pot-à-l'eau-de-vie avant la découverte du site de fraye, représentent une forme de mortalité associée à l'érosion par les vagues ou à l'arrachement par les prédateurs. L'entraînement de ces agrégations dans des zones plus profondes est susceptible d'affecter le taux de développement et de survie des œufs en raison de l'accumulation des sédiments sur les plaques d'œufs dans des zones de courant plus faible.

Les méthodes utilisées ne visaient pas à déterminer le pourcentage de mortalité des œufs attribuable à la prédation; cependant nous pouvons identifier certains prédateurs et apprécier leur effet. Lors de l'échantillonnage, nous avons ramené de petites plies de quelque 25 cm de longueur piquées par les dents du râteau dans environ 1 cas sur 20. Ceci suggère une assez grande abondance de ce type de prédateur et une réduction de la masse d'œufs par un facteur inconnu. Messieh *et al.* (1985) ont évalué les pertes occasionnées par la prédation par la plie

rouge sur le site de fraye d'Escuminac à quelque 30% de la masse totale d'œufs au cours de la période d'incubation. Cantin *et al.* (1974) ont démontré une consommation importante d'œufs de hareng à l'île aux Lièvres par l'eider à duvet *Somateria mollissima*. Sur le site de fraye, nous avons constaté une abondance accrue mais pas exceptionnelle d'eider à duvet et une abondance très grande (plusieurs centaines) de goélands argentés (*Larus argentatus*) et de goélands à manteau noir (*Larus marinus*). Les eiders se nourrissaient par plongées, tandis que les goélands consommaient des œufs en bordure de la frayère au moment des basses marées. Globalement, nos observations suggèrent que la prédation n'est pas un facteur de mortalité catastrophique bien que les pertes occasionnées par ce facteur semblent être substantielles.

Estimation du nombre d'œufs et biomasse des géniteurs

Précision des mesures de densité

Notre estimation de l'abondance totale des œufs du site de fraye dépend des données de superficie, d'épaisseur et de densité de la couche d'œufs . L'énumération des œufs de cubes extraits des plaques d'œufs et dont le volume était mesuré, a résulté en une densité moyenne de 371 œufs·cm^{-3} (min. 342, max. 435). Cette densité correspond à un diamètre d'occupation de 1,39 mm par œuf dans la masse d'œufs . Par comparaison, des mesures réelles du diamètre d'œufs de hareng de printemps de l'île Verte, fécondés artificiellement pour des expériences d'élevage, ont donné comme moyenne la valeur de 1,43 mm (n = 23 ensembles). La densité par volume peut être convertie en nombre d'œufs par unité de surface et ramenée à une épaisseur équivalente à une seule couche d'œufs pour permettre des comparaisons avec les unités fréquemment utilisées dans la littérature. La densité équivalente est alors 51,4 œufs par cm^2 (racine 2/3 de 371) ou 514 284 œufs par mètre carré. Cette densité est en-deçà de l'estimation de 600 000 œufs ·m^{-2} par couche, rapportée par Clarke et King (1985) pour deux sites de fraye de la mer Celtique (Tableau 7); en revanche, elle dépasse substantiellement la densité de 340 000 œufs ·m^{-2} par couche, pour des dépôts d'œufs sur substrat nu à des sites de fraye de Colombie Britannique (Haegele *et al.* 1979). Rajasilta *et al.* (1993) présentent des valeurs de diamètre d'œufs de hareng entre 1,25 et 1,48 mm : si l'on considère ces valeurs comme les diamètres effectifs d'occupation, la densité serait de 640 000 à 456 538 œufs ·m^{-2} par couche. Il ressort de ces comparaisons que la densité des œufs mesurée à partir des échantillons récoltés sur le site de fraye de l'île aux Lièvres est vraisemblable et s'inscrit dans l'écart des valeurs observées à différents sites de fraye.

Précision des mesures de superficie et d'épaisseur

La superficie totale de la frayère a été estimée à 285 900 m^2; les trois zones de densité, tapis épais, tapis mince et tapis discontinu, représentaient respectivement 50, 29 et 21 % de la superficie totale. La largeur de l'image vidéo (0,39 m) et la longueur totale des transects (5,5 km) permettent de calculer un taux d'échantillonnage de la frayère de 0,75 % de sa superficie totale. Ce taux de recouvrement paraît adéquat pour documenter la continuité du couvert d'œufs à l'intérieur des zones de tapis épais et tapis mince. Il est peut-être insuffisant pour déterminer avec précision les limites des zones de densité et le taux de couverture des œufs dans la zone de tapis discontinu que nous avons évalué à 50%. En conséquence, on peut estimer grossièrement un degré d'erreur de quelque 20 % concernant les limites des zones de densité. Par ailleurs, l'épaisseur moyenne des zones de tapis épais et de tapis mince a été estimée avec 5 % et 8 %

d'erreur, respectivement. On ne s'attend donc pas à un facteur important d'erreur dans ce dernier cas.

Composante verticale du support des œufs

Nous pouvons mentionner trois facteurs de sous-estimation de la masse d'œufs . Les superficies pour les diverses zones de densité sont calculées comme sur terrain plat. Or le plan du site est un plan incliné et la superficie réelle est plus grande : toutefois, ce facteur pourrait être minime puisque la profondeur passe de 0 m à 5 m sur une distance assez grande, soit quelque 200 m. Les inégalités de terrain se sont pas prises en compte non plus –on peut noter particulièrement toutes les parois verticales des roches et boulders dispersés. Finalement, nous n'avons pas évalué l'abondance des œufs fixés sur les algues dépassant le couvert d'œufs sur le fond. Ainsi, on ne tient pas compte des œufs sur les laminaires; or les laminaires en bon état que nous avons ramenées avec le râteau de même que celles observées en plongée avaient des frondes de plus de 50 cm de longueur et une largeur d'environ 15 cm avec 0,7 à 1,2 cm d'épaisseur d'œufs de chaque côté. De même, les spécimens partiels de *Phyllophora truncata* et *Odonthalia dentata* avaient des longueurs de plus de 20 cm. Il est difficile d'estimer le pourcentage de sous-estimation que peuvent représenter ces différents types de support non pris en compte mais un ordre de grandeur autour de 10 % paraît réaliste.

Biomasse des géniteurs

Nos données de superficies, épaisseurs et densité des œufs sur le site de fraye de l'île aux Lièvres en 1987 ont permis d'estimer la biomasse des géniteurs ayant frayé à l'île aux Lièvres à 14 321 t. Cependant, cette estimation est biaisée par l'absence de mesures d'abondance des œufs sur les surfaces verticales et par l'absence des œufs ayant subi l'érosion et la prédation pendant les deux semaines qui ont précédé l'échantillonnage. Une valeur de 10 à 20 % de biomasse supplémentaire apparaît comme un complément réaliste à l'estimation de départ : ainsi, la biomasse pourrait atteindre 16 500 t. La première évaluation de la biomasse du stock de l'île Verte fut réalisée sur la base de données de marquage et recapture (Côté et Powles 1978) et produisit la valeur de 9 400 t. Par la suite, Auger et Powles (1980) ont estimé le stock de hareng de l'île Verte à 1 016 – 1 960 t à partir d'un échantillonnage extensif de l'abondance des larves dans l'ensemble du secteur compris entre Notre-Dame-du-Portage et l'île aux Basques. Ces deux méthodes sont biaisées par la dispersion, difficile à mesurer, des adultes ou des larves. Par ailleurs, Bio-Conseil (1982b) ont évalué par échosondage un banc bien circonscrit de hareng s'étendant sur environ 5 km de longueur, 500 m de largeur et 5 m d'épaisseur, stationné à l'Isle-Verte avant la fraye. L'incertitude est liée dans leur cas à l'estimation de la densité de poisson par volume : ils ont ainsi calculé une biomasse de 19 000 t. L'estimation obtenue dans le cadre de la présente étude présente un degré de certitude plus élevé que les méthodes précédentes parmi lesquelles l'estimation de Bio-Conseil (1982b) nous apparaît la plus fiable.

Le site de fraye décrit dans cette étude et le groupe de géniteurs qui y est associé ne correspond pas à toute la population de printemps de l'île Verte. Il y a probablement d'autres sites de fraye que nous discuterons plus loin. Nous savons aussi qu'il y a au moins une deuxième période d'éclosion larvaire, en juillet, à laquelle correspondrait une deuxième mouvée importante de fraye en juin. Clarke et King (1985) et Rajasilta *et al.* (1993) ont démontré que les diverses

cohortes ou mouvées de fraye étaient composées d'individus de différentes tailles et âges. Ainsi, à l'île Verte, la succession des cohortes de avril à juillet consiste apparemment en groupes homogènes différents (Lambert 1990). Ce patron généralisé de la fraye du hareng de printemps de l'estuaire indique bien que la biomasse des géniteurs de l'île aux Lièvres en mai ne constitue qu'une partie de la population de hareng de printemps de l'estuaire du Saint-Laurent.

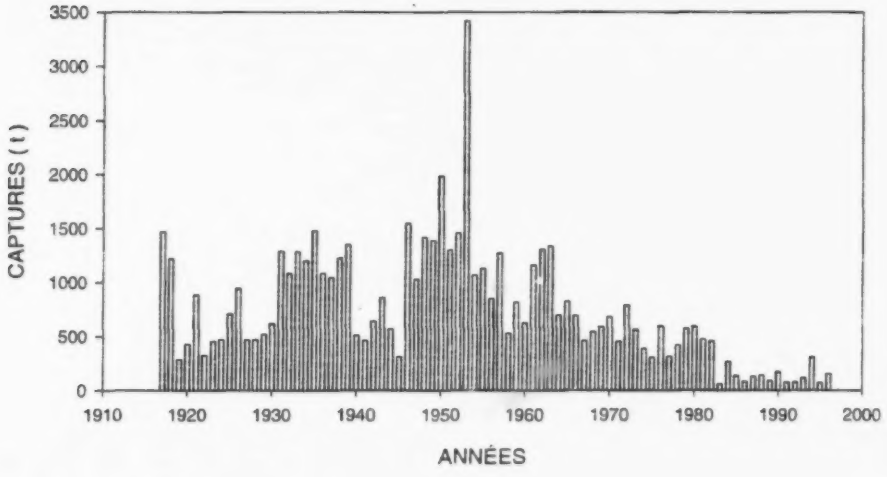

Figure 6. Évolution temporelle des débarquements de hareng sur la rive sud, entre Rivière-à-Claude et Notre-Dame-du-Portage, de 1917 à 1984. Statistiques des débarquements du Ministère des Pêches et des Océans.

Le secteur de pêche correspondant sur la rive sud de l'estuaire à la population qui fraye dans la région de l'île Verte s'étend environ de Rivière-à-Claude à Kamouraska, selon la progression de la pêche au printemps et compte tenu qu'il se capture très peu de hareng dans la région de Chloridorme; plus en aval, en approchant de Gaspé, les prises sont à nouveau élevées et pourraient correspondre à une autre population (Statistiques des débarquements du Ministère des Pêches et des Océans). De 1917 à 1984, les débarquements de hareng sur la rive sud, entre Rivière-à-Claude et Notre-Dame-du-Portage, ont montré des oscillations plus ou moins régulières entre 350 et 1500 t., atteignant les valeurs les plus élevées dans les années 1947 à 1955 (maximum de 3400 t en 1953; Figure 6). Depuis les années 60, cependant, les prises ont décliné régulièrement pour se stabiliser autour de 125 t. à partir de 1985 et jusqu'à 1996. Ces niveaux de

capture, même dans les années favorables, indiquent un taux d'exploitation très faible par la pêche commerciale et peut-être une contribution d'autant plus élevée à la faune marine de l'estuaire.

Importance du site pour la population de hareng de l'estuaire

Irrégularité du site de l'île aux Lièvres comme lieu de fraye

Depuis 1987, des observations effectuées certaines années en période de fraye au site de 1987 ont démontré que ce site n'était pas utilisé à chaque année par le hareng de printemps de l'île Verte. Par exemple, un échantillonnage intensif réalisé en 1996 par Bédard *et al.* (1997) sur le site et autour n'a pas révélé de concentration importante d'œufs . En revanche, les observations en continu sur les déplacements et le comportement des bélugas, effectuées en 1992 par Lesage et Kingsley (1995) à la pointe ouest de l'île aux Lièvres, ont révélé une fréquentation importante du secteur immédiat (1000 m) entre le 25 et le 31 mai, concordant avec la période de fraye. La fréquentation du site a été particulièrement intensive (100 individus) et continue les 25, 26 et 27 mai. Comme ces trois jours correspondent aux marées de mortes-eaux, la possibilité d'une activité de fraye à ce moment semble encore plus plausible.

Autres sites potentiels de fraye

Le site de fraye de l'île aux Lièvres semble constituer un site majeur -lorsqu'il est utilisé- parmi un réseau d'îles servant de sites de fraye plus ou moins réguliers ou importants tout le long du littoral sud de l'estuaire moyen et de l'estuaire maritime. Les bandes d'œufs observées à la limite des marées et les sites de concentrations de larves vitellines échantillonnées en juin constituent des indicateurs de sites de fraye avoisinants. En mai, les pêcheurs rapportent en effet certaines années des étalements d'œufs d'envergure sur le versant nord de l'île aux Basques et de l'île aux Pommes, comparables à ce qu'on observe aux basses marées à l'île aux Lièvres. Par ailleurs, les concentrations discrètes de larves vitellines rapportées dans la littérature sont suffisamment distantes entre elles pour exclure l'origine d'un site par la dérive des larves produites dans un autre et permettent de suggérer plusieurs sites de fraye plus ou moins importants.

Able (1978) et Auger et Powles (1980) ont échantillonné les larves de hareng dans l'ensemble de la partie sud de l'estuaire moyen et de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. L'île Rouge est mentionnée comme un site de concentration de larves le 7 juin 1973 (Able 1978). Des concentrations sont rapportées immédiatement en aval de la pointe aux Orignaux et des îles de Kamouraska en juin 1974 par Able (1978). L'île Verte pourrait être le lieu de fraye à l'origine des faibles concentrations larvaires trouvées en face du village de L'Isle-Verte en 1978 par Auger et Powles (1980) et en 1980 par Bio-Conseil (1982a). L'île aux Pommes, l'île aux Basques et les Rasades seraient associées aux faibles concentrations retrouvées à Saint-Simon en 1974 par Able (1978) et en 1978 par Auger et Powles (1980). Finalement, l'île Saint-Barnabé pourrait être associée aux larves échantillonnées à Rimouski en juin 1974 par Able (1978) et à Pointe-aux-Pères en 1978 par Auger et Powles (1980).

Les concentrations larvaires rapportées dans la région de Rivière-du-Loup se répartissent en deux secteurs distincts. Le secteur de l'île aux Lièvres serait le foyer d'origine des larves

échantillonnées dans le chenal du Pot à l'Eau-de-vie à trois occasions : en 1974 à des concentrations moyennes par Able (1978); en juin 1980 à des concentrations faibles par Bio-Conseil (1982a); et en juin 1985, à des concentrations fortes par Fortier et Gagné (1990). Le secteur des îles Pèlerins serait associé aux concentrations localisées immédiatement à l'est de ces îles et jusqu'en face de Rivière-du-Loup au mois de juin pour les années 1973 et 1974 (Able 1978), 1978 (Auger et Powles 1980), ainsi que 1979 et 1980 (Bio-Conseil 1982a). La concentration larvaire la plus importante de toutes celles décrites jusqu'à maintenant fut localisée entre le 15 et le 18 juin 1980 juste en aval des îles Pèlerins (Bio-Conseil 1982a). Ces deux secteurs présentent des concentrations larvaires d'un ordre de grandeur plus élevé que tout autre secteur ou île ailleurs sur le littoral sud.

L'hypothèse que l'île aux Lièvres et les îles Pèlerins représenteraient deux zones majeures de concentration des larves, distinctes et indépendantes, est renforcée par l'examen du patron des courants révélé par les données océanographiques disponibles. Ainsi les données de courantométrie de Budgell et Muir (1975) telles que rapportées par Bio-Conseil (1982a), celles de Muir (1979), analysées par Bélanger (1990), celles de Bélanger (1990) et finalement celles de l'Atlas des courants de surface et marées (Ministère des pêches et des océans 1997), concordent toutes pour indiquer la présence dans le chenal Sud d'un important courant résiduel vers l'aval qui sépare la zone du chenal du Pot à l'Eau-de-vie de celle des faibles profondeurs entre les îles Pèlerins et Rivière-du-Loup. Un tel courant résiduel serait un obstacle majeur au transfert au sud du Chenal Sud des larves produites au nord et vice-versa. Les échantillonnages de cohortes larvaires dans le secteur sud révèle une dérive lente du foyer de concentration originant à proximité des îles Pèlerins et suivant la rive sud vers Rivière-du-Loup. De même, le suivi des concentrations larvaires dans le secteur de l'île aux Lièvres a montré une localisation principale dans le chenal du Pot-à-l'eau-de-vie et jusqu'à sa sortie en aval. En outre, les courants de surface et de fond dans chaque secteur présentent les caractéristiques d'une gyre partielle qui favoriserait la rétention larvaire. Ces caractéristiques hydrographiques, alliées à la répartition des concentrations larvaires suggèrent fortement l'existence de ces deux secteurs indépendants, d'émergence et de développement larvaire, correspondant vraisemblablement à deux aires de fraye distinctes, l'une associée à l'île aux Lièvres et l'autre, aux îles Pèlerins. Ces aires de fraye pourraient être utilisées concurremment ou en alternance.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Jean-Guy Rondeau et Richard Plante qui ont joué un rôle de premier plan dans les opérations sur le terrain. Le Service hydrographique du Canada a gracieusement mis à notre disposition les deux embarcations principales ainsi que les services d'un pilote expérimenté, Pierre Poirier, dont le travail a été hautement apprécié. Nos remerciements vont aussi à Marlène Heppel, Jean Lambert, Alain Armellin, Johanne Belzile et Donald Pouliot pour leur participation au travail sur le terrain ou en laboratoire; à Jean Robitaille et Line Choinière qui ont contribué à

l'analyse des données et au dessin de cartes; à Paul Demalsy, de l'Université du Québec à Rimouski, et à Louise Gendron, du ministère des Pêches et des Océans, qui ont identifié les spécimens de la collection d'algues. Ian McQuinn, François Grégoire, Louise Gendron et Michel Harvey ont apporté des commentaires très constructifs à ce document; nous les en remercions vivement.

RÉFÉRENCES

Able, K. W. 1978. Ichtyoplankton of the St. Lawrence estuary: composition, distribution, and abundance. J. Fish. Res. Board Can. 35: 1518-1531.

Auger, F. et H. Powles. 1980. Estimation of the herring spawning biomass near Isle Verte in the St. Lawrence estuary from an intensive larval survey in 1979. Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 80/59: 29 p.

Bédard, J., A. Nadeau, J.-P. Savard et M. C. S. Kingsley 1997. La passe de l'île aux Lièvres : importance stratégique pour la faune marine de l'estuaire. Rapport de projet, Société Duvetnor ltée, Rivière-du-Loup, QC, Canada G5R 3Y9 : v + 69 p. + 5 annexes.

Bélanger, C. 1990. Circulation, processus de mélange et mécanismes de rétention larvaire dans la région de l'île aux Lièvres. Thèse M. Sc., Université du Québec à Rimouski, x + 181p. + Append. A à C.

Bérubé, S. et J.-D. Lambert 1997. Suivi ichtyologique dans l'estuaire du Saint-Laurent (1986-1995). Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2171 : viii + 57 p.

Bio-Conseil Inc. 1982a. Évaluation des frayères de hareng (*Clupea harengus* L.) sur la rive sud de l'estuaire du Saint-Laurent. Rapport au Ministère des Pêches et des Océans du Canada. 64 p.

Bio-Conseil Inc. 1982b. Croisière d'échosondage du hareng dans la région de l'île Verte : printemps 1982. Rapport au Ministère des pêches et des océans, 18 p.

Bolster, G. C., et J. P. Bridger. 1957. Nature of the spawning area of herring. Nature 179: 638.

Caddy, J. F., et T. D. Iles 1973. Underwater observations on herring spawning grounds on Georges Bank. ICNAF Research Bulletin, 10 131-139.

Cantin, M., J. Bédard, et H. Milne 1974. The food and feeding of common eiders in the St. Lawrence estuary in summer. Can. J. Zool. 52: 319-334.

Cardinal, A. 1990. Répartition biogéographique des algues marines benthiques sur les côtes du Québec. Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.) 117 : 167-182.

Clarke, D. R. et P. E. King. 1985. Spawning of herring in Milford Haven. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 65: 629-639.

Côté, G., P. Lamoureux, J. Boulva, et G. Lacroix. 1980. Séparation des populations de hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) de l'estuaire du Saint-Laurent et de la péninsule gaspésienne. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 66-71.

Côté, G., et H. Powles. 1978. The herring population of the St. Lawrence estuary. Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc. 78/44: 13 p.

Dempsey, C. H., et R. N. Bamber. 1983. Spawning of herring (*Clupea harengus* L.) in the Blackwater Estuary, spring 1979. J. Cons. Int. Explor. Mer 41: 85-92.

Fortier, L., et J. A. Gagné. 1990. Larval herring (*Clupea harengus*) dispersion, growth, and survival in the St. Lawrence estuary: match/mismatch or membership/vagrancy ? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1898-1912.

Fridricksson, A. et G. Timmermann 1951. Herring spawning grounds off the south coast of Iceland during Spring 1950. J. Cons. Explor. Mer. 117 (2) : 172-180.

Greendale, R. et H. Powles. 1980. La pêche côtière au hareng en Gaspésie, 1970 – 1978. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 945 : vii + 58 p.

Haegele, C. W., A. S. Hourston, R. D. Humphreys et D. C. Miller 1979. Eggs per unit area in British Columbia herring spawn depositions. Fish. and Mar. Serv. Tech. Rep. No. 894 : iv + 30 p.

Haegele, C. W., R. D. Humphreys, et A. S. Hourston 1981. Distribution of eggs by depth and vegetation type in Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) spawnings in southern British Columbia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 381-386.

Haegele, C. W. et J. F. Schweigert 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl. 1) : 39-55.

Henri, M., J. J. Dodson, et H. Powles. 1985. Spatial configuration of young herring (*Clupea harengus harengus*) larvae in the St. Lawrence estuary: importance of biological and physical factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 (Suppl. 1): 91-104.

Jones, P. W., F. D. Martin, et J. D. Hardy Jr. 1978. Development of fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval and juvenile stages. U. S. Fish Wildl. Serv., Biol. Serv. Program FWS/OBS-78/12 : 366p; Atlantic herring : 112-121.

Lambert, J. 1990. Structure de population et stratégie de reproduction du hareng de l'estuaire du Saint-Laurent. Mém. M.Sc. Université du Québec à Rimouski, vi + 118 p.

Lesage, V. et M. C. S. Kingsley 1995. Bilan des connaissances de la population de bélugas (*Delphinapterus leucas*) du Saint-Laurent. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2041 : vii + 44p.

McQuinn, I. 1996. Rapport sur l'état des stocks 96/39. Ministère des pêches et des océans, Pêches de l'Atlantique.

McQuinn, I. H., G. J. Fitzgerald, et H. Powles. 1983. Environmental effects on embryos and larvae of the Isle Verte stock of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). Nat. Can. 110: 343-355.

Messieh, S. N., G. Côté, et J. Boulva. 1979. La pêche du hareng de Gaspé. Nat. Can. 106: 255-271.

Messieh, S., R. Pottle, P. MacPherson, et T. Hurlbut. 1985. Spawning and exploitation of Atlantic herring (*Clupea harengus*) at Escuminac in the southwestern Gulf of St. Lawrence, spring 1983. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 6: 125-133.

Muir, L. R. 1979. St. Lawrence River oceanographic survey 1977 data report. Volume 1 : Tidal, meteorological and current meter data. Data Report Series 79-1, Fisheries and Oceans. Volume 2 : Profile data. Data Report Series 79-2, fisheries and Oceans. « Unpublished manuscript ».

Munro, J. et J. A. Gagné 1985. Techniques d'élevage de larves de hareng. Rapport interne. Ministère des Pêches et des Océans, Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli, Québec, Canada G5H 3Z4.

Parrish, B. B., A. Saville, R. E. Craig, I. G. Baxter et R. Priestley 1959. Observations on herring spawning and larval distribution in the Firth of Clyde in 1958. J. mar. biol. Ass. U.K. 38 : 445-453.

Pottle, R. A., P. A. MacPherson, S. N. Messieh, et D. Moore. 1980. A scuba survey of a herring (*Clupea harengus* L.) spawning bed in Miramichi Bay, N. B. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 984: 14 p.

Rivière, D., D. Roby, A. C. Horth, M. Arnac, et M. F. Khalil. 1985. Structure génétique de quatre populations de hareng de l'estuaire du Saint-Laurent et de la baie des Chaleurs. Nat. Can. 112: 105-112.

Sinclair, M., et T. D. Iles 1985. Atlantic herring (*Clupea harengus*) distributions in the Gulf of Maine –Scotian Shelf area in relation to oceanographic features. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 : 880-887.

Tibbo, S. N., D. J. Scarratt, et P. G. McMullon. 1963. An investigation of herring (*Clupea harengus* L.) spawning using free diving techniques. J. Fish. Res. Board Can. 20: 1067-1079.